ISSN 0181-1568

CRYPTOGAMIE

ALGOLOGIE

TOME 6 Fascicule 1. 1985

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12 RUE DE BUFFON, 75005 PARIS



PUBLICATION TRIMESTRIELLE SUBVENTIONNÉE PAR LE CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ABONNEMENTS A CRYPTOGAMIE - ALGOLOGIE

Tome V, 1984

France	210 F
Étranger	230 F

Tome VI, 1985

France	225 F
Étranger	250 F

Règlement :

— par virement postal à l'ordre de *Cryptogamie - Revue Algologique*,
— par chèque bancaire établi au même ordre.

adressé à :

Cryptogamie - Algologie
12, rue de Buffon, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 14 522 31 T

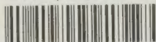
CRYPTOGAMIE
ALGOLOGIE

TOME 6 FASCICULE 1. 1985

Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE
Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL
Directeur-Rédacteur : P. BOURRELLY

SOMMAIRE





CRYPTOGAMIE : ALGOLOGIE

Tome VI, fascicule 1, 1985

CONTENTS

LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE L'*ACROCHAETIUM GYNANDRUM* (RHODOPHYCÉES, ACROCHAETIALES)[1]

Mahmoud Hafez ABDEL-RAHMAN*

RÉSUMÉ. — Le développement complet de l'*Acrochaetium gynandrum* (Rosenv.) Hamel a été obtenu en culture. Le zygote peut spontanément se développer, soit en un carposporophyte normal dont les carpospores donnent naissance à un tétrasporophyte à cellule basale différenciée et formé, comme le gamétophyte, de rameaux dressés, mais ceux-ci sont plus nombreux et ramifiés que chez ce dernier; soit en un tétrasporophyte qui s'implante sur le gamétophyte; soit enfin en un unique tétrasporocyste. Les tétraspores, quelle que soit leur origine, se développent en nouveaux gamétophytes.

ABSTRACT. — The complete life history of *Acrochaetium gynandrum* (Rosenv.) Hamel has been obtained in culture. The zygote can spontaneously develop in three ways; it can give a normal carposporophyte, the carpospore developing a tetrasporophyte with a differenciated basal cell, as in the gametophyte except that erect filaments of the former are numerous and more branched; it can also give a tetrasporophyte implanted on the gametophyte; and finally it can become a tetrasporocyst. The tetraspores, whatever their origin, develop into new gametophytes.

MOTS CLÉS : Cycle de développement, culture, Acrochaetiales, *Acrochaetium gynandrum*.

INTRODUCTION

Acrochaetium gynandrum (Rosenvinge) Hamel a été décrit des eaux danoises (ROSENVINGE, 1909, sous le nom de *Chantransia gynandra*) et très rarement retrouvé depuis. Il présente une base unicellulaire et se distingue parfaitement des autres espèces du même groupe connues jusqu'à ce jour par son appareil plastidial constitué d'un seul plaste qui n'est pas de forme étoilée mais en cein-

1. Travail effectué au Laboratoire de Biologie Végétale Marine de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) et faisant partie d'une Thèse de Doctorat d'État dirigée par M. le Prof. F. MAGNE (soutenue le 20 juin 1983).

* Adresse actuelle : Dept. de Botanique, Fac. des Sciences, Université d'El-Azhar, Le Caire, Égypte.

ture étroite vers le milieu de la cellule et contient un pyrénoïde saillant sur sa face interne (HAMEL, 1927).

Il semble n'avoir encore été rencontré que deux fois sur les côtes françaises et toujours à l'état de gamétophytes, la première fois à Brest par les frères CROUAN (voir HAMEL, 1928), la seconde à Roscoff (MAGNE, 1978).

La possession de cette rare espèce, sous la forme d'une souche mise à ma disposition par M. le Professeur Magne, a permis l'étude en culture de son cycle de développement, encore très incomplètement connu. L'originalité des résultats obtenus justifie la présente publication.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les cultures ont été établies à partir de la souche n° 66 entretenue à l'état végétatif au Laboratoire de Biologie végétale Marine à 14°C, en lumière naturelle très atténuée. A l'usage, cette souche s'est révélée être de nature gamétophytique.

Les cultures expérimentales et la maintenance de cette souche ont été faites dans le milieu «ESP» de PROVASOLI (1968), renouvelé deux fois par mois, dans des piluliers cylindriques en verre de 15 ml à cape plastique. Les récipients de cultures ont été placés en enceinte à température contrôlée (10, 12, 14, 16, 18 et 20 ± 0.5°C) sous des éclairements fournis par des tubes fluorescents Mazda type «blanc industrie», d'une intensité de 5, 10, 20, 40, 60 et 80 $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$, et selon des régimes de photopériodes de jours courts (8-16 ou JC), jours moyens (12-12 ou JM) et jours longs (16-8, JL). Tous les échantillons ont été examinés à l'état vivant.

RÉSULTATS

Le matériel sauvage.

Les seuls renseignements disponibles à son sujet m'ont été communiqués par M. le Professeur Magne. Selon celui-ci, les individus rencontrés en petit nombre à l'état épiphyte sur un *Cladostephus verticillatus* récolté dans la Baie de Morlaix en avril 1969, et à partir de l'un desquels a été établie la souche n° 66, étaient de très petite taille et dépourvus d'organe reproducteur. Toutefois, leur appareil végétatif présentait un certain nombre de caractères significatifs (cellule basale à paroi épaisse et large de 9 à 11 µm, d'où s'élève souvent 1 seul filament dressé; ceux-ci très rarement ramifiés et dans le cas, près de leur sommet; enfin et surtout plaste de forme, dimensions et disposition caractéristiques) qui ont permis de les rapporter sans aucun doute à l'*A. gynandrum* selon ROSENVINGE (1909).

Le matériel cultivé

Les individus obtenus (température de 10° à 16°C; éclairement de 5 à 20 $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$; sous toutes les photopériodes employées) à partir de monospores fournies par la souche n° 66 sont morphologiquement très comparables aux individus observés dans la nature et correspondent tout à fait, quant à leurs représentants moyens, à la description originale de l'espèce. Chacun d'eux est formé d'un seul (Fig. 1 J, 4 F et 4 O) ou plus rarement deux rameaux qui sont alors très inégaux (Fig. 1 G), portés par une cellule basale irrégulièrement arrondie de 9-13 (30) µm de diamètre. Ces rameaux dressés et composés d'environ 6 à 15 cellules ne se ramifient ordinairement pas; ils présentent assez fréquemment des poils hyalins latéraux (Fig. 1 J) ou quelquefois terminaux (Fig. 4 N).

Outre ces individus analogues à ceux de la nature, on peut en rencontrer dans les cultures d'autres qui sont bien différents des premiers. Les uns sont beaucoup plus grands (de 500 µm à 1 mm de haut) et pourvus de ramifications irrégulières parfois nombreuses (Fig. 4 Q), les autres sont au contraire des individus nains le plus souvent unisexués, réduits à la cellule de base portant soit un carpogone (Fig. 1 F), soit des spermatocystes eux-mêmes supportés par leur cellule-mère (Fig. 1 C), soit enfin, plus rarement, simultanément les deux sortes de gamétocystes (Fig. 1 J, 1 I et 1 K).

Chez tous ces individus, les cellules végétatives sont, à l'exception de la cellule basale, cylindriques ou très légèrement atténuées aux extrémités; d'un diamètre variant de 5 à 10 µm, elles sont souvent un peu plus grosses que celles du matériel sauvage. Chacune d'elle présente un seul plaste en ceinture plus ou moins équatoriale, pourvu d'un petit pyrénoïde sur sa face interne. Cette ceinture est étroite, ainsi que l'a décrite ROSENVINGE (1909), mais seulement dans les cellules encore jeunes; elle s'élargit dans les cellules âgées où elle tend parfois à tapisser entièrement la paroi latérale (Fig. 4 J).

Sur ces gamétophytes se forment des monosporocystes, peu nombreux dans les conditions de cultures employées; ils sont ovales (de (7)9 x 14(17) µm) et très généralement sessiles (Fig. 4 K).

Les gamétophytes peuvent être indifféremment uni- ou bisexués.

Les **spermatocystes**, de 3 à 5 µm, sont habituellement groupés par 2 ou 3 (4) à l'extrémité d'une cellule-mère; celle-ci peut être solitaire (Fig. 1 A) ou bien faire partie d'un groupe (Fig. 1 J, 1 E et 4 E), et articulée soit à l'extrémité soit latéralement sur les filaments dressés (Fig. 1 J).

Les **carpogones** sont constitués d'une cellule lagéniforme de (6)7 x 12(15) µm surmontée d'un trichogyne de 20 à 60 µm et renfermant un plaste normalement développé et coloré. Ils sont le plus souvent sessiles, mais aussi parfois portés par un ramule composé de 1 à 3(4) cellules. Ils sont seconds (Fig. 4 O et 4 J) ou rarement alternes (Fig. 4 M) et plus rarement encore intercalaires (Fig. 4 I) sur les filaments principaux, quelquefois même directement placés sur la cellule basale elle-même (Fig. 1 H et 4 H). Les carpogones surmontés d'un spermatocyste, décrits par ROSENVINGE (1909) n'ont pu être observés en culture.

La **fécondation**, matérialisée par la fixation de spermaties sur les trichogynes, a été observée couramment, ainsi que le développement du zygote qui lui fait suite (température de 10° à 16°C; éclairement de 5 à 40 μE.m^{-2}.s^{-1} ; dans toutes les conditions de photopériode employées).

Ce développement est conforme à la description donnée déjà par ROSENVINGE (1909) : dès après la fécondation, le zygote s'allonge puis se divise par une ou deux cloisons transversales (Fig. 5 A et 5 B); les segments ainsi formés émettent chacun plusieurs filaments courts et ramifiés dont les cellules terminales deviennent des carposporocystes. Les gonimoblastes résultants présentent, même à l'état jeune — et contrairement à ce que l'on observe d'ordinaire sur d'autres espèces du même genre (voir par ex. ABDEL-RAHMAN, 1980) — une couleur d'intensité comparable à celle des autres cellules végétatives. Toutefois, ils se distinguent des ramifications voisines par leur aspect en buisson dense et surtout par la présence, sur une de leurs cellules de base, d'une cicatrice marquant l'emplacement du trichogyne disparu (Fig. 2 B et 2 C).

Chaque carpospore qui germe forme, sans se vider de son contenu, un filament dressé qui se ramifie irrégulièrement plusieurs fois, portant des touffes denses de rameaux plus ou moins réparties sans ordre; leurs cellules sont, par leur forme et celle de leur plaste, comparables à celles des gamétophytes, avec toutefois une taille légèrement plus grande : (7)10 x 12(25) μm. Les nouveaux individus ainsi nés de carpospores produisent des tétrasporocystes à division cruciée (Fig. 3 C et 5 D) portés le plus souvent par un court ramule de 1 à 4 cellules; ce sont donc des tétrasporophytes.

Les tétraspores obtenues (température de 10° et de 12°C; éclairement de 5 à 20 μE.m^{-2}.s^{-1} ; JC) se développent en nouveaux gamétophytes (température de 10° à 16°C; éclairement de 5 à 40 μE.m^{-2}.s^{-1} ; dans toutes les conditions de photopériode employées).

Toutefois, ce mode de développement du zygote, s'il se rencontre couramment dans les cultures, n'est pas le seul, deux autres ayant pu être observés (température de 10°C; éclairement de 5 à 20 μE.m^{-2}.s^{-1} ; JC).

Dans certains cas en effet, le zygote grossit et s'arrondit puis se segmente en quatre compartiments par un cloisonnement orthogonal (Fig. 2 D et 5 I), il présente toujours, à ce stade, une cicatrice en un point, représentant ce qui reste du trichogyne dont la presque totalité s'est flétrie, puis a disparu. Le contenu libéré de chaque compartiment constitue une spore dont le développement, qui aboutit à chaque fois à un gamétophyte, démontre qu'elle est une tétraspore. Ainsi le zygote s'est transformé en un tétrasporocyste.

Dans d'autres cas, le zygote se cloisonne transversalement de façon répétitive, produisant un filament de type végétatif formé de cellules cylindriques d'une taille de (12)10 x 35(40) μm; ce filament s'allonge notablement et se ramifie tandis que, à ses extrémités, se forment des tétrasporocystes (Fig. 3 A, 3 B et 5 F) dont les tétraspores, libérées, donnent naissance à des gamétophytes. Ce dernier type de développement est d'une mise en évidence plus délicate que

le précédent; en effet, il s'écoule un long temps entre la première division du zygote et la formation de tétrasporocystes sur le rameau qui en dérive, et il ne subsiste plus à ce moment de cicatrice révélant l'emplacement du trichogyne et donc celui du zygote. Toutefois, l'absence constante d'organes sexués sur les parties terminales (produisant des tétrasporocystes) de grands individus dont la base porte exclusivement des gamétocystes, jointe à la robustesse souvent marquée de ces parties terminales, atteste le bien fondé de l'explication proposée ici. Ainsi, le zygote peut chez cette espèce se développer directement en un tétrasporophyte demeurant fixé sur le gamétophyte.

DISCUSSION

Les résultats ci-dessus autorisent un certain nombre de remarques.

Au plan de la **morphologie**, il faut noter que les carpospores et les tétraspores, ainsi que les monospores quelle que soit leur origine, se développent de la même façon, en donnant naissance à un filament dressé sans se vider de leur contenu. Il en résulte que les gamétophytes et les tétrasporophytes — au moins ceux qui sont libres — sont pourvus d'une cellule basale unique qui, par l'épaississement de ses parois, se distingue des autres cellules végétatives. Gamétophytes et tétrasporophytes libres sont du même type morphologique; il ne sont toutefois pas semblables, les seconds étant beaucoup plus ramifiés que les premiers.

Le **cycle de développement** de cette espèce, qui n'était connue jusqu'alors que par son gamétophyte, est maintenant clairement compris. Il comporte une reproduction sexuée et, en dépit du fait que l'étude caryologique n'a pas été tentée par suite de la très faible taille des noyaux, on n'a pas de raison sérieuse de douter de la présence d'une méiose dans les tétrasporocystes. Toutefois ce cycle est remarquable à plus d'un titre.

Le tétrasporophyte peut en effet s'y présenter sous trois formes différentes : celle d'un individu libre normalement développé, celle d'un individu implanté sur le gamétophyte à la place du carposporophyte, enfin celle d'un unique tétrasporocyste se substituant au zygote. Il en résulte que le cycle de développement de cette espèce est variable.

Cette variabilité du cycle au sein d'une espèce a déjà été rencontrée, et jusqu'à présent uniquement chez des représentants de l'ordre des Acrochaetiales: chez le *Rhodochorton purpureum* (WEST, 1969 et 1970), et dernièrement chez *Audouinella pectinata* (ABDEL-RAHMAN et MAGNE, 1983). Chez *Rh. purpureum*, cette variabilité se manifeste au sein d'un ensemble de lignées de provenances très diverses, si bien que les différents cycles qu'elles présentent peuvent être considérés comme des caractéristiques de ces lignées elles-mêmes. Chez *Aud. pectinata* et chez la présente espèce, au contraire, la variabilité du cycle se manifeste spontanément au sein d'une même souche et sous les mêmes conditions de culture, donc indépendamment de toute implication

génétique. Elle traduit une plasticité du mode de développement dont l'existence – bien que limitée actuellement au cadre de l'ordre des Acrochaetiales – s'oppose à l'utilisation de caractères tirés du cycle de développement comme critères de distinction systématique au sein des Rhodophycées.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement M. le Professeur Francis MAGNE pour l'aide patiente et si aimable qu'il a bien voulu nous prodiguer au cours de l'expérimentation et de la rédaction de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

ABDEL-RAHMAN, M.H., 1980 – La morphologie et le cycle de développement de l'*Acrochaetium subtilissimum* (Rhodophycées, Acrochaetiales). *Cryptogamie : Algologie* 1 (2) : 99-110.

ABDEL-RAHMAN, M.H. et MAGNE, F., 1983 – Existence d'un nouveau type de cycle de développement chez les Rhodophycées. *C. R. Acad. Sci. Paris* 296 (III) : 641-644.

HAMEL, G., 1927 – Recherches sur les genres *Acrochaetium* Naeg. et *Rhodochorton* Naeg. Saint-lô, France, 177 pp.

HAMEL, G., 1928 – Floridées de France V. *Rev. Algol.* 3 : 99-158.

MAGNE, F., 1978 – Rhodophycées nouvelles pour la flore marine de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff.* 24 : 1-2.

PROVASOLI, L., 1968 – Media and prospects for the cultivation of marine algae. *In : Cultures and collection of Algae*, A. WATANABE et A. HATTORI, éd., Proc. U.S. - Jap. Conf. Hakone, septembre 1966. *Soc. Plant. Physiol.* : 63-75.

ROSENVINGE, L.K., 1909 – The marine algae of Denmark. I. Rhodophyceae (1). *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.* (Afd. 7, Raekke), 7 : 1-151.

WEST, J.A., 1969 – The life history of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. *J. Phycol.* 5 : 12-21.

WEST, J.A., 1970 – A monoecious isolate of *Rhodochorton purpureum*. *J. Phycol.* 6 : 368-370.

LÉGENDES DES FIGURES

Fig. 1. — *Acrochaetium gynandrum* (gamétophytes) en culture. — A à D : individus mâles nains, dont l'appareil végétatif peut être réduit à la seule cellule basale (C). — E : idem, individu plus long. — F : individu femelle nain, réduit au carpogone porté par la cellule basale. — G : individu femelle de grande taille; la cellule basale porte deux filaments dressés inégaux. — H : jeune individu femelle; on observe deux carpogones côte à côte sur la cellule basale. — I : individu nain bisexué portant deux carpogones et trois spermatocystes à l'extrémité d'une cellule-mère. — J : individu bisexué, on observe des spermatocystes portés par leurs cellules-mères (latérales ou terminales), un poil et des carpogones. — K : sur une cellule de filament dressé, un ramule latéral porte trois carpogones dont l'un a été formé par une cellule-mère de spermatocyste. — L : individu stérile portant un poil.

(Sur cette figure, et [redacted] toutes les suivantes, on lira : ca : carpogone; cs : carposporocyste; g : gonimoblaste; ms : monosporocyste; p : poil; py : pyrénoïde; sp. : spermatie; sps : spermatocyste; tr : trichogyne; trc : cicatrice de trichogyne; ts : tétrasporocyste).

Fig. 2. — *Acrochaetium gynandrum* (gamétophytes, carposporophytes et tétrasporophyte) en culture. — A : un carpogone au moment de la fécondation. — B : gonimoblaste porté par un ramule latéral. — C : idem, carposporophyte mûr de petite taille. — D : portion d'un filament dressé d'un gamétophyte femelle; un zygote s'est transformé directement en tétrasporocyste (voir photo. fig. 5 I). — E : portion de filament dressé d'un gamétophyte portant des carpogones et un carposporophyte.

Fig. 3. — *Acrochaetium gynandrum* (gamétophytes et tétrasporophytes) en culture. — A et B : deux gamétophytes femelles dont la partie supérieure produit des tétrasporocystes (interprétation dans le texte). — C : tétrasporophyte du type indépendant.

Fig. 4. — *Acrochaetium gynandrum* (gamétophytes) en culture. — A : monospore libérée (la tétraspore est semblable). — B : jeune plantule bicellulaire. — C : individu mâle nain. — D et E : portions de filaments dressés de grands individus mâles portant des spermatocystes en bouquets terminaux ou latéraux. — F : individu mâle plus développé. — G à Q : individus femelle portant des carpogones, des poils ou/et des monosporocystes; on observe en 1 un carpogone intercalaire.

Fig. 5. — *Acrochaetium gynandrum* (développement du carposporophyte et du tétrasporophyte) en culture. — A : zygote divisé transversalement en deux cellules primaires; latéralement s'observe le reste du trichogyne. — B : gonimoblaste quadricellulaire. — C : carposporophyte mûr et de grande taille. — D : un tétrasporophyte indépendant à cellule basale unique. — E : détail de rameaux portant des tétrasporocystes. — F : un gamétophyte surmonté par le tétrasporophyte (interprétation dans le texte). — G : carpogones et tétrasporocystes portés par des ramules voisins d'un même individu. — H : détail d'un tétrasporocyste. — I : carpogone et tétrasporocyste portés par une même cellule (photo. correspondant à la fig. 2 D).

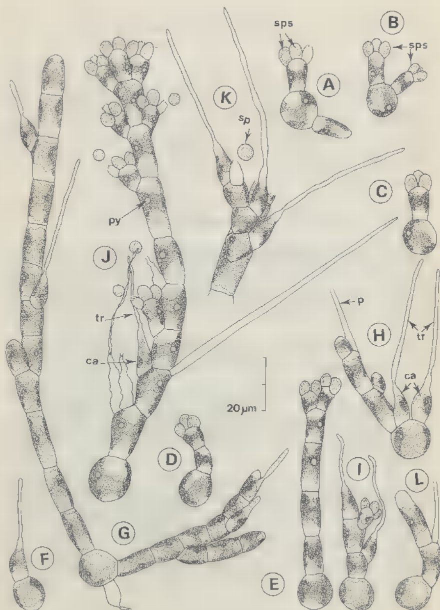


Figure 1

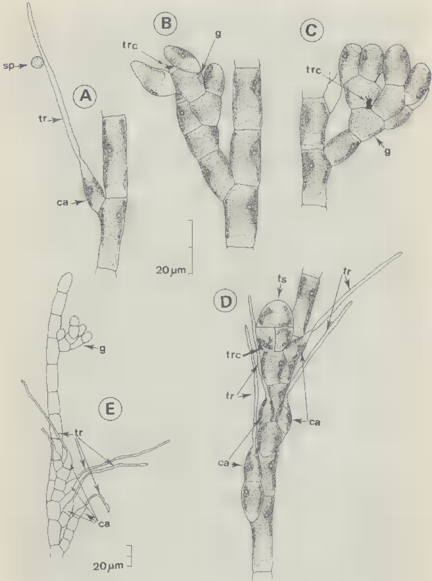


Figure 2

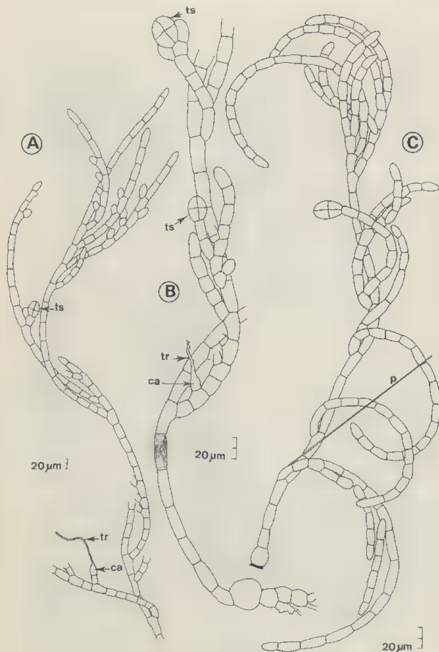


Figure 3

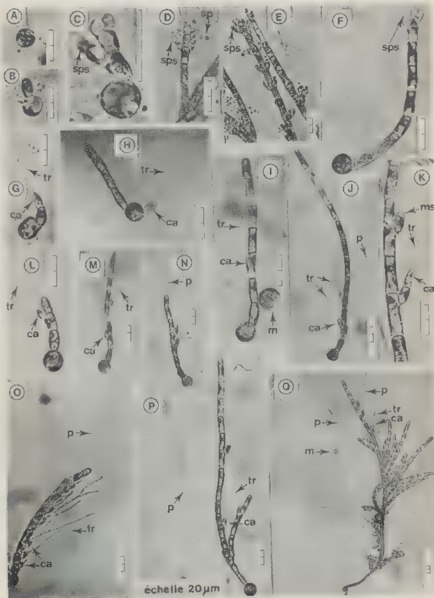

A
B
C
sps
D
sp
sps
E
sps
F
sps
H
tr
ca
tr
G
ca
I
tr
ca
m
J
p
tr
ca
K
ms
tr
ca
L
tr
ca
M
tr
ca
N
p
O
p
tr
ca
P
p
tr
ca
échelle 20µm
Q
p
p
tr
ca
m

Figure 4

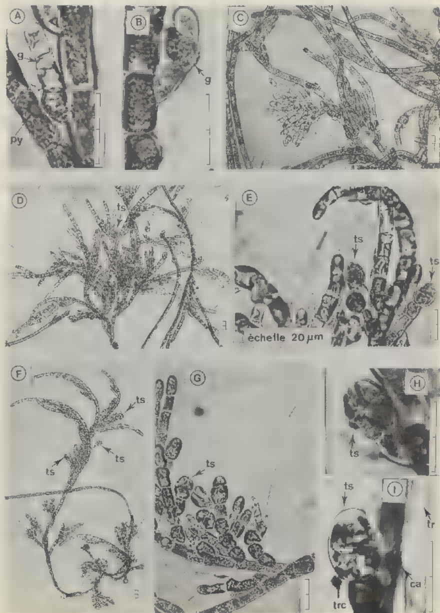


Figure 5

Cryptogamie : Algologie, 1985, VI, 1 : 13-24.

VALVE STRUCTURE IN *MASTOGLOIA ROSTRATA* WITH A COMPARISON OF INTERCALARY BAND INTERNAL CONSTRUCTION IN TWO DISSIMILAR DIATOM SPECIES[1]

Robert A. GIBSON* and F. Carol STEPHENS*

ABSTRACT. — Internal valve structure of *Mastogloia rostrata, Climacosphenia moniligera* and *Diatomella salina* var. *brevistriata* was examined with the SEM. Intercalary septal bands were found in the three species and displayed similar basic characteristics. The septal bands of *M. rostrata* and *C. moniligera* possessed interdigitating cross septa at their minimum transapical dimensions. These cross septa were morphologically similar in these two species and judged simpler than those observed in *D. salina* var. *brevistriata*. The cross septa in the latter species differed in two respects : 1) they occurred near the maximum transapical dimension of the valve, and, 2) appeared as an interlocking joint. The functions of these internal cross septal connections were attributed to stability against mechanical forces.

RÉSUMÉ. — La structure des valves internes de *Mastogloia rostrata, Climacosphenia moniligera*, et *Diatomella salina* var. *brevistriata* a été examinée avec le microscope électronique à balayage. Des bandes septales intercalaires ont été trouvées dans les trois espèces, lesquelles montraient toutes des caractéristiques fondamentales semblables. Les bandes septales du *M. rostrata* et du *C. moniligera* possèdaient des septums transverses interdigités dans la partie la plus étroite de la valve. Ces septums transverses étaient semblables morphologiquement dans ces deux espèces, et plus simples que ceux observés dans *D. salina* var. *brevistriata*. Les septums transverses de cette espèce étaient différents à deux égards : 1) ils se situaient dans la partie la plus large de la valve, 2) ils ressemblaient à une jointure dont les parties s'enclenchent. Ce mode de connexion des septums transverses permettrait une meilleure résistance aux forces mécaniques.

KEY WORDS : Valve structure, intercalary band, *Mastogloia, Climacosphenia, Diatomella.*

1. Contribution No. 000 of the Harbor Branch Foundation, Inc.

* Harbor Branch Foundation, Inc., Ft. Pierce, Florida 33450, U.S.A.

Address for reprints : The Librarian, Harbor Branch Foundation Inc., Ft. Pierce, Florida 33450, U.S.A.

Plate 1 : Fig. 1-4 – *Mastogloia rostrata.* Fig. 1, light microscopy; Fig. 2-4, electron microscopy. Fig. 1, girdle view, scale : 10 μm. Fig. 2, girdle view showing locular pore (Lp), scale : 5 μm. Fig. 3, girdle view showing valve mantle, girdle and locular pore (Lp), scale : 1 μm. Fig. 4, girdle view of apical termination of raphe fissure (E), scale : 1 μm.

INTRODUCTION

The band containing septa or loculi (partecta) is the intercalary band found between the girdle and the valve (HUSTEDT, 1930; ROUND, 1972; von STOSCH, 1975). During cell morphogenesis this band is capable of inward growth (ROUND, 1972). The genus *Mastogloia* is characterized by the presence of such an intercalary band with inwardly projecting chambers (loculi, partecta). STEPHENS and GIBSON (1979) have shown that organic material originates from the external openings of these chambers in several *Mastogloia* species.

Mastogloia is one of the largest genera in the Bacillariophyceae with approximately 300 recognized epithets. The genus is predominately marine and with only two exceptions, epiphytic or epibenthic. One of these exceptions is *M. rostrata* (Wallich) Hust. This planktonic species is also unique in the genus because, in addition to the loculi, the intercalary band also possesses peculiar apical structures recognized by HUSTEDT (1933) as «openings».

Species of *Climacosphenia* also display these structures which MANN (1925) termed cross septa or «vittae». GERLOFF and HELMCKE (1977), ROUND (1982) and NAVARRO (1982) examined these in *C. moniligera* Ehr. with the SEM and confirmed that they were cross septa. ROUND (1982) also showed that these valvocopular cross septa possessed different connections, some complete and some interdigitate. These cross septa can be observed in a little known species of the naviculoid genus *Diatomella* as well. The purpose of this work was to examine and describe the structure of *M. rostrata* and to compare its cross septa with those of two other genera.

METHODS AND MATERIALS

Collections of various macroalgae were made in 1979 and 1980 during cruises of the R/V JOHNSON along the east Florida continental shelf in the vicinity of Palm Beach, Florida, USA. The samples were collected from the JOHNSON-SEA-LINK submersibles with hydraulic Petersen-type manipulator grab samplers and 12-place, rotating, self-sealing, plexiglas sample containers. Plankton samples were collected in the same area using a 0.5 m dia. conical ring net (30 µm mesh size) towed obliquely through the water column. All samples were immediately preserved upon collection in 5 % buffered formalin in 0.4 µm filtered seawater.

All material was digested using the technique described by SIMONSEN (1974). Cleaned diatom suspensions were dried onto 12 mm circular coverslips and either mounted in Hyrax (Custom Research and Development, Inc., 8500 Mt. Vernon Rd., Auburn, California) for observation with a Zeiss Universal TLM or mounted onto aluminium stubs with colloidal graphite and

5

6

7

Plate 2 : Fig. 5-7 . — *Mastogloia rostrata.* Fig. 5, light microscopy; Fig. 6-7, electron microscopy. Fig. 5, valve view, scale : 10 μm. Fig. 6, valve view, scale : 10 μm. Fig. 7, valve view of central area, proximal ends of raphe fissures and puncta, scale : 1 μm.

sputter-coated with gold-palladium for examination with a Zeiss Novascan 30 SEM at an accelerating voltage of 15kv.

Terminology used is that found in HUSTEDT (1933) and ROSS et al. (1979).

RESULTS

Mastogloia rostrata (Wallich) Hust. in Rabh., Kryptog.-Fl. Deutschland 2 : 572. 1933. (family Naviculaceae, group Rostellatae).

— Light microscopy (Fig. 1, 5, 8). Valves are linear-lanceolate with extremely drawn-out or produced apices; length 55.2-75.2 µm, breadth 7.6-9.7 µm (HUSTEDT (1933) gives length as 75-95 µm and breadth 11-13 µm). Axial area is narrow and straight; central area unresolved. Transapical striae are straight and parallel throughout the valve face, 28-29 in 10 µm (HUSTEDT (ibid) gives ca. 30 in 10 µm); puncta unresolved. Intercalary band is with a pair of centrally-located, bead-shaped loculi (partecta) on either side of the valve; width 2.1-2.8 µm, length 2.8-3.4 µm. Loculi are evidently removed from the valve margin or, at least, positioned on an elongated supporting structure flush with the valve margin. The intercalary band is cross-connected by small septa at the apices.

— Electron microscopy, external girdle (Fig. 2-4). Puncta continue from the valve face and cover the valve mantle. Locular pores are removed toward the valve apices from parent loculi and positioned at the junction of the intercalary band and the valve mantle. Other components of the girdle are evidently structureless.

External valve face (Fig. 3, 4, 6, 7). Striae are decussate with the transapical rows straight and parallel. Puncta are small and consist of two small pores arranged parallel to the apical axis and separated by a small silicious band. The axial area is very narrow and encloses the nearly straight raphe fissures. Proximal raphe ends flex slightly in the same direction at the small central area. Distal raphe ends terminate at the valve apices [redacted] small lacriform expansions.

Internal valve face (Fig. 9-11). The internal basal structure consists of relatively heavy transverse ribs with less heavy longitudinal bands separating each puncta depression. Within these depressions are positioned the pair of small pores observed on the external valve face. The transverse ribs extend up to axial ribs which enclose the straight raphe fissures. Proximal raphe fissures stop at the central nodule and distal fissures end at terminal nodules. A pair of equal loculi lie on each side of the valve opposite the central nodule (not displaced from the central area as illustrated by HUSTEDT (1933)). The loculi are perforated by a few scattered locular puncta. The free margins of the loculi are convex, the attached side lying adjacent to what appears to be their respective locular tubes. These tubes are, in turn, attached to what is apparently a septate band which circumscribes the entire inner valve margin. This septum is cross-

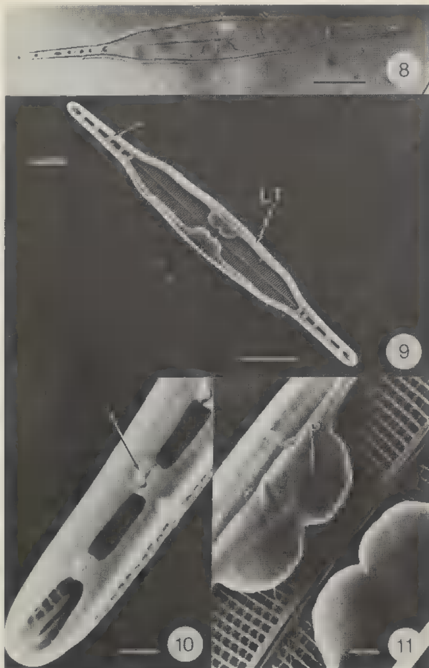


Plate 3 : Fig. 8-11. – *Mastogloia rostrata.* Fig. 8, light microscopy; Fig. 9-11, electron microscopy. Fig. 8, valve view with focus at locular level, scale : 10 μm. Fig. 9, internal valve view showing locular tubes (Lt) and septal cross-connections (arrow), scale : 10 μm. Fig. 10, internal valve view of apical end showing interdigitating cross-connections of septum (arrow), scale : 1 μm. Fig. 11, internal valve view of loculi with locular puncta (P), scale : 1 μm.

12

13

14

15

Plate 4 : Fig. 12-15. - *Climacosphenia moniligera*, electron microscopy. Fig. 12, internal valve view of headpole with septal cross-connections, scale : 10 μm. Fig. 13, internal view of midportion of valve showing septal cross-connections, scale : 10 μm. Fig. 14, internal valve view of footpole showing, interdigitating cross-connections, scale : 10 μm. Fig. 15, internal valve view of footpole showing an interdigitating cross-connection, scale : 2 μm.



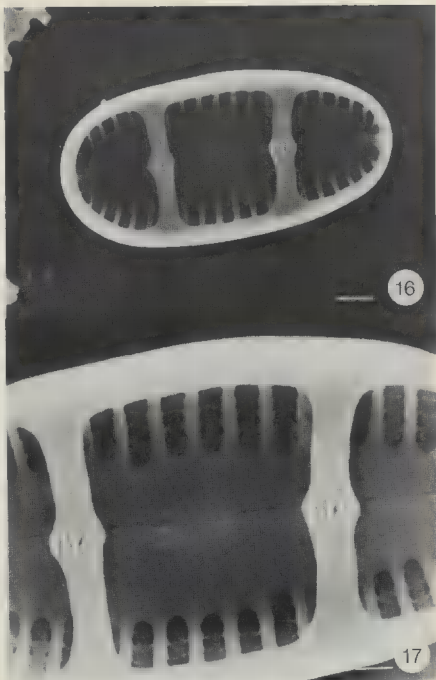


Plate 5 : Fig. 16-17. — *Diatomella salina* var. *brevistriata*, electron microscopy. Fig. 16, internal valve view, scale : 1 µm. Fig. 17, internal valve view showing interdigitating septal cross-connections, scale : 0.4 µm.

linked by several interinterdigitating bands across the rostrate portions of the valve.

– Distribution and ecology. *Mastogloia rostrata* is a holoplanktonic species found in most tropical-subtropical seas and oceans (Atlantic Ocean - MARSHALL (1976), Pacific Ocean - RICARD (1974), Indian Ocean - WALLICH (1860), Gulf of Mexico - SAUNDERS and GLENN (1969) and the Caribbean Sea - GRUNOW (1867)).

Climacosphenia moniligera Ehr., Abh. Berl.-Akad. p. 411. 1841. (family Naviculaceae).

– Electron microscopy (Fig. 12-15). Valves are clavate or club-shaped with head pole obtuse cuneate and footpole simply rounded (length 120-500 µm, breadth 15-40 µm at the headpole, ca. 10 µm at the footpole). The valve face has transapical rows of punctate striae which are more dense at the headpole than at the footpole. The striae are interrupted twice by apical hyaline area which extend the length of the valve. Most noticeable is the septate band which is crosslinked throughout the valve length. The cross-links are further apart at the headpole than at the footpole and appear to be fusions of silica at the headpole whereas they are interdigitating bands at the footpole.

– Distribution and ecology. *Climacosphenia moniligera* is an epiphytic or epibenthic species found in most tropical-subtropical seas and oceans.

Diatomella salina var. ***brevistriata*** Voigt, Rev. Algologique 2 : 69. 1957. (family Naviculaceae).

– Electron microscopy (Fig. 16-17). Valves are elliptical with broadly rounded apices (length 9.5-11 µm, breadth 3-4 µm). Transapical striae are formed of double rows of punctae which do not extend to the central raphe fissures. A septate band is present and the valve sides of this septum are crosslinked by two interdigitating structures.

– Distribution and ecology. This diminutive species, until now, was only known from the type locality in the Celebes Sea. It is evidently epiphytic or epibenthic on the east Florida continental shelf.

DISCUSSION

The three species described here are holoplanktonic (*M. rostrata*) and epiphytic or epibenthic (*C. moniligera* and *D. salina* var. *brevistriata*). *Mastogloia rostrata* and *M. woodiana* F. J.R. Taylor are the only known holoplanktonic species of the genus *Mastogloia*. These two species are very similar in appearance, particularly with respect to their locular (partectal) bands - see HUSTEDT

(1933) p. 571, fig. 1006 (as *M. capitata*; synonymy given in SIMONSEN, 1974, p. 40). However *M. woodiana* evidently does not possess the peculiar interdigitating structures. These structures then appear to be rather rare in pennate diatom internal valve structure.

CRAWFORD (1979 a & b) has shown examples of similar interdigitating structures which connect the external valves of adjacent frustules in *Melosira* and *Paralia* species. FRYXELL and MILLER (1978) have also shown similar structures to exist in some pennate species of *Delphineis, Glyphodesmis* and *Cymatosira*. The existence of specialized external spines in *Cymatosira* led to HASLE et al.'s (1983) treatment of this pennate group. The function of these external interdigitating processes is obviously to link cells together in [redacted] filamentous colony. A function for the internal structures observed in the three species examined here is certainly not that of colony formation.

KRAMMER (1981) has examined the valve structure of some Achnanthaceae and Naviculaceae. He found that the supporting elements of the valve (e. g. central costae, axial costae, end nodules) were structures which served to distribute stress strain and generally served as protection of the diatom cell. The internal interdigitating septal structures described here in *M. rostrata, C. moniligera* and *D. salina* ver. *brevistriata* and in *D. hustedtii* Manguin and *D. ouenkoana* Maillard (LE COHU, 1983) would also appear to serve [redacted] a mechanical support or brace for the valve. It can be observed from Figures 10, 15 and 17 that two types of structures exist in these species. The first is simply a convoluted joining of the opposing bands. This type is observed at the apices of *M. rostrata* and at the footpole of *C. moniligera*. It should also be noted that the location of this type of structure occurs along the minimum transapical dimension of the valves, an area of possible weakness. Conversely, the second type is observed as an interlocking joint of the opposing bands in *D. salina* var. *brevistriata*. This diatom is more robust in its transapical dimension than either of the other species. This might imply that the two structural types of interdigitation function as supports or braces against different mechanical forces. These forces may be compression, expansion or torsion. The first type, that of a simple joining of opposing bands, could brace the valve against compressional forces or perhaps even torsional forces. However it would not prevent expansion of the valve as observed in the separation of the interdigitations in Figure 10, presumably caused by heating by the electron beam or during the cleaning process. Alternatively, the second, more secure, interlocking type observed in *D. salina* var. *brevistriata* would protect the valve from all the forces mentioned above. These internal structures appear then to be somewhat homologous and perhaps analogous to external structures observed in both the pennate and centric lines.

REFERENCES

CRAWFORD, R.M., 1979a – Filament formation in the diatom genera *Melosira* C.A. Agardh and *Paralia* Heiberg. *Nova Hedwigia Beih.* 64 : 121-133.

CRAWFORD, R.M., 1979b — Taxonomy and frustular structure of the marine centric diatom *Paralia sulcata*. *J. Phycol.* 15 : 200-210.

EHRENBERG, G.C., 1841 — Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Sud- und Nord-Amerika. Abhandlungen der koniglichen Akademia der Wissenschaften zu Berlin. Part 1 : 291-445.

FRYXELL, G.A. and MILLER III, W.I., 1978 — Chain-forming diatoms : Three araphid species. *Bacillaria* 1 : 113-136.

GERLOFF, J. and HELMCKE, J.-G., 1977 — Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. J. Cramer, Vaduz, 10 : 1-47; Pl. 924-1023.

GRUNOW, A., 1867 — Diatomeen auf *Sargassum* von Honduras, gesammelt von Lindig. *Nova Hedwigia* 6 (1-3) : 1-8, 17-37.

HASLE, G.R., von STOSCH, H.A. and SYVERTSEN, E.E., 1983 — Cymatosiraceae, a new diatom family. *Bacillaria* 6 : 9-156.

HUSTEDT, F., 1930 — Die Kieselalgen. *In* : Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz : 7(1) : 609-920. L. Rabenhorst ed. - Akademische Verlagsgesellschaft m. b.H. : Leipzig.

HUSTEDT, F., 1933 — Die Kieseralgen. *In* : Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz : 7 (2) : 321-576. L. Rabenhorst ed. - Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H. : Leipzig.

KRAMMER, K., 1981 — Zur Deutung einiger Schalenstrukturen bei pennaten Diatomeen. *Nova Hedwigia* 35 : 75-106.

LE COHU, R., 1983 — Observations sur deux espèces de diatomées du genre *Diatomella* : *Diatomella hustedtii* Manguin et *Diatomella ouenkoana* Maillard. *Cryptogamie-Algologie* 4 (1-2) : 63-71.

MANN, A., 1925 — Marine diatoms of the Philippine Islands. *U.S. National Museum Bull.* 100, 6 (1) : 1-182.

MARSHALL, H.G., 1976 — Phytoplankton distribution along the eastern coast of the U.S.A. I. Phytoplankton composition. *Mar. Biol.* 38 : 81-89.

NAVARRO, J.N., 1982 — A survey of the marine diatoms of Puerto Rico IV. Suborder Araphidineae : Families Diatomaceae and Protoraphidaceae. *Bot. Mar.* 25 : 247-263.

RICARD, M., 1974 — Étude taxonomique des diatomées marines du Lagon de Vairao Tahiti. I. Le genre *Mastogloia*. *Rev. Algol.*, n.s. 2 : 161-177.

ROSS, R., COX, E.J., KARAYEVA, N.J., MANN, D.G., PADDOCK, T.B.B., SIMONSEN, R. and SIMS, P.A., 1979 — An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia Beih.* 64 : 513-533.

ROUND, F.E., 1972 — The formation of girdle, intercalary bands and septa in diatoms. *Nova Hedwigia* 23 : 449-463.

ROUND, F.E., 1982 — The diatom genus *Climacosphenia* Ehr. *Bot. Mar.* 25 : 519-527.

SAUNDERS, R.P., and GLENN, D.A., 1969 — Diatoms. Memoirs of the Hourglass Cruise. *Fla. Mar. Res. Publ.* 1 (3) : 1-119.

SIMONSEN, R., 1974 — The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of R/V METEOR 1964-1965. *Meteor Forsch.-Ergebn.*, ser. D, 19 : 1-107.

STEPHENS, F.C. and GIBSON R.A., 1979 — Observations of loculi and associated extracellular material in several *Mastogloia* (Bacillariophyceae) species. *Rev. Algol.*, n.s., 14 : 21-32.

STOSCH, H.A. von. 1975 — An ammended terminology of the diatom girdle. *Nova Hed-*

wigia Beih. 53 : 1-28.

VOIGT, M., 1957 — Note sur le genre «*Diatomella*» Grev. *Rev. Algol.* n.s. 2 : 68-71.

WALLICH, G.C., 1860 — On the siliceous organisms found in the digestive cavities of the Salpae, and their relation to the Flint nodules of the Chalk Formation. *Trans. Microsc. Soc. of London* 8 : 36-55.

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR *TOLYPELLA ANTARCTICA*, CHARACÉE ENDÉMIQUE AUSTRALE (ILES KERGUELEN)[1]

Robert CORILLION* et Bruno de REVIERS**

RÉSUMÉ. — L'étude de stations d'eau courante à *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor., permet de préciser quelques particularités originales de la végétation de cette Characée endémique des îles Kerguelen. L'influence de conditions stationnelles et climatiques sévères entraîne diverses modifications des appareils végétatifs (phylloïdes, système bulbillifère) et reproducteur, en liaison avec la dégradation de la sexualité.

SUMMARY. — Investigation of *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. in freshwater currents of Kerguelen's islands indicate new peculiar conditions of life for this endemic species. Moreover, influence of environment and severe climatic conditions involve many morphological modifications of vegetative and reproductive organs, in connection with the decrease of sexuality.

MOTS CLÉS : Characées, *Tolypella antarctica*, Iles Kerguelen, écologie, morphologie, systématique.

Dans une publication antérieure, l'un de nous (R.C., 1982) a analysé les diverses particularités de la flore des Characées observées à ce jour dans l'île principale (la «Grande Terre») de l'archipel austral de Kerguelen (3 espèces : *Chara fibrosa* Ag., *Nitella hookeri* A. Br., *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor.). Ce travail fait aussi l'historique des observations et récoltes occasionnelles effectuées au cours des grandes expéditions scientifiques antarctiques qui se sont succédé dans l'archipel depuis celle, demeurée célèbre, de J. C. ROSS (1839-1843).

1. Communication présentée le 31 mai 1984 au Colloque de la Société Phycologique de France à Angers.

* Laboratoire de Biologie végétale et de Phytogéographie (I.R.F.A., Angers).

** Laboratoire de Biogéographie et Écologie benthique (B.M.V., Université P. et M. Curie, Paris.

Les échantillons d'herbier recueillis par les botanistes de ces missions ont été examinés, notamment ceux récoltés par J.D. HOOKER (expédition J. ROSS), F.J. MOSELEY (exp. du «Challenger», 1874), Rev. A.E. EATON (exp. du «Volage», 1874-75)[1]. Mais c'est aux prospections récentes de A. LOURTEIG et P. COUR (1963-1964), puis de B. de REVIERS (1977, 1984) que nous devons la meilleure approche des stations de Characées des îles Kerguelen, ainsi qu'une possibilité d'examen plus favorable d'échantillons en bon état et bien fructifiés de l'espèce endémique *Tolypella antarctica*, objet de la présente étude.

I. – LES CHARACÉES DES KERGUELEN ISOLEMENT GÉOGRAPHIQUE ET CLIMAT.

Les diverses observations sur le terrain montrent la pauvreté de la flore locale de Characées dans le périmètre des zones prospectées (ouest de la «Grande

1. Ils proviennent des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, de l'Université Harvard (Farlow Herbarium), U.S.A. et du British Museum. Leur accès nous a été facilité grâce à l'aimable intervention de Mlle A. LOURTEIG.

Terre», carte 1). A ce jour, 3 espèces seulement ont été décelées. Encore faut-il constater que deux d'entre elles (*Chara fibrosa* Ag., *Nitella hookeri* A. Br.) ne sont connues qu'en deux localités (J.D. HOOKER, *in Farlow herbarium*, sans date).

Seul, *Tolypella antarctica* a été récolté par toutes les missions qui se sont succédé sur l'archipel. Elle apparaît nettement comme l'espèce dominante et constitue l'un des éléments les plus remarquables de la flore, tant par son isolement géographique et son caractère endémique que par certains aspects morphologiques et écologiques qui la situent à part dans le genre *Tolypella*.

On sait que l'isolement géographique et la sévérité du climat caractérisent les îles Kerguelen, conditionnant le développement et l'écologie des espèces locales.

L'archipel est, en effet, sensiblement à mi-distance des villes du Cap (Afrique du Sud) et de Perth (Australie), soit à environ 4200 km de l'une et de l'autre. Madagascar est encore à 3500 km et le continent antarctique, le plus proche, à 2000 km plus au sud. Ces distances correspondent aussi aux stations de Characées les plus rapprochées. Aucune autre n'a été signalée, à notre connaissance, dans les îles australes de l'Océan indien, les Characées étant d'ailleurs connues pour leur rareté ou leur absence des îles océaniques (Atlantique, Pacifique) éloignées des grands continents.

En dépit des décalages relatifs de latitude, le climat des îles Kerguelen, par 48°27 à 50° de lat. S., est comparable, par ses températures, à celui de la côte sud de l'Islande (63°30 lat. N.) pourtant plus proche de 14° du pôle !

Les mesures thermométriques montrent qu'aux Kerguelen la température est comprise entre + 3° et + 11°C (été austral), – 2° et + 5° (hiver austral). La température des eaux y demeure donc peu élevée, si l'on tient compte aussi de la fréquence et de la violence des tempêtes (plusieurs mois). B. BOUSQUET (1974) souligne que pendant 6 mois de l'année, la température de l'eau de la rivière Sud est inférieure à 3°C et, pendant 10 mois, à 8°C. Toutefois, en milieu lentique, l'amplitude thermique journalière peut atteindre 12°C en été. Selon Y. THEREZIEN (1976), les variations de température, d'avril à décembre 1966, se sont étalées de 0°6 à 16°C pour des températures minimales journalières comprises entre 0° et 9°C et des températures maximales journalières passant de 0° à 16°C (eau d'étang peu profond).

Ces conditions thermiques ne sont pas sans rappeler celles de certaines régions septentrionales d'Europe (cf. nord de la Scandinavie) et de quelques milieux montagnards offrant encore, en zone tempérée froide, une possibilité de développement pour certaines espèces de Characées.

II. – CONDITIONS STATIONNELLES ET ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES DE *TOLYPELLA ANTARCTICA*

Les missions de la période récente, effectuées par A. LOURTEIG, P. COUR et B. de REVIERS permettent de mieux préciser certaines conditions stationnelles, jusqu'ici mal connues, de *Tolypella antarctica*.

1. Conditions de végétation.

Qu'il s'agisse d'observations publiées ou reprises par les auteurs (J.D. HOOKER, 1847; J.D. HOOKER, 1879 : récoltes de E.A. EATON en 1874; N. WILLE, 1928 : réc. de E. WERTH et E. VANHOFFEN en 1902) ou d'annotations relevées sur planches d'herbiers (J.D. HOOKER : récoltes de 1840; J.F. MOSELEY : réc. de 1874; A.E. EATON : réc. de 1874), les biotopes mentionnés ont un caractère strictement lacustre (sans autre précision de profondeur ou de température).

Au lac des Sternes, les Characées sont implantées parmi les galets, à environ 0,20 m de profondeur (A. LOURTEIG et P. COUR). Il en est de même à l'étang de la Sablière (galets; profondeur : 0,15 m à 0,40 m). Près de la Butte aux Fougères, proche de la pointe de Molloy, *Tolypella antarctica* vit sur la tourbe d'un étang à 0,30 m de profondeur. Dans ces quelques cas, il s'agit de biotopes susceptibles de mieux subir l'influence des variations quotidiennes de température notées par Y. THEREZIEN (1976). Ce sont de telles conditions qui rappellent – *mutatis mutandis* – celles réalisées dans certains biotopes à caractère précoce (début de printemps) et temporaire, occupés en Europe tempérée par quelques espèces du genre *Tolypella*.

Cependant, les observations récentes de l'un de nous (B. de R.) montrent des situations stationnelles très différentes des précédentes.

Au lac Armor, les populations de *Tolypella antarctica* se présentent en petites touffes éparses, bien fructifiées, sur fond de sable, à 3 m de profondeur. En dépit de conditions thermiques apparemment peu favorables, les fructifications sont nombreuses. Les organes reproducteurs, rougeâtres, sont visibles à distance par l'observateur en plongée-scaphandre (B. de R., 1977).

Au total, toutes les observations faites avant 1984 se rapportent à des milieux lentiques disséminés au sud-est de la «Grande Terre» (surtout : péninsule Courbet et massif Galliéni, cf. Carte I).

C'est au cours d'un voyage récent (B. de R., 1984) que des spécimens ont été observés et recueillis en milieu lotique.

Rappelons que peu de Characées s'adaptent à la vie en eau courante qui entraîne leur élimination si le courant dépasse 7-10 m à la minute. Seules, ont été observées, dans les régions européennes occidentales, à l'état permanent ou transitoire, des végétations considérées peut-être parfois à tort comme rhéophiles si elles sont localisées dans les zones marginales tranquilles des cours d'eau (précision non indiquée par certains auteurs). Citons cependant le cas de : *Nitella flexilis* Ag., *N. syncarpa* (Thuill.) Chev., *Chara globularis* Thuill., plus rarement : *Nitella opaca* Ag., *Tolypella glomerata* Leonh., susceptibles de se présenter en végétations d'eau légèrement courante, monospécifiques et très ouvertes, affectant l'aspect caractéristique de fuseaux, comme beaucoup de Phanérogames aquatiques des mêmes milieux (R. CORILLION, 1957).

Les stations d'eau courante à *Tolypella antarctica*, relevées en janvier 1984, se localisent à l'extrémité de l'anse du Volage, au pied de hauteurs légèrement

en retrait du littoral. Le site est constitué par une vaste prairie tourbeuse couverte de végétations denses à *Acena adscendens* Vahl., Rosacée aux longues et puissantes racines ligneuses. Un modeste cours d'eau, aux rives abruptes modelées par le courant, le parcourt. Il alimente un étang de niveau variable, partiellement occupé par des végétations à *Ranunculus moseleyi* Hook. et lui sert ensuite d'émissaire.

Le *Tolypelletum antarcticae* s'observe sur le trajet de ce cours d'eau, en populations presque pures et souvent fermées, pénétrées ici et là par les végétations à *Ranunculus biternatus* Sm., autre Renonculacée caractéristique des eaux douces de l'archipel. La masse des *Tolypella antarctica* se développe dans un courant d'intensité variable (très actif en 1977, faible en 1984), sous forme de chavelures onduleuses fréquemment enrobées de fines particules d'origine tourbeuse et par d'abondants filaments d'Algues filamenteuses (genres : *Spirogyra* sp., stérile et dominant, *Zygnema* sp.).

2. Les caractères spécifiques et l'influence du milieu.

— En milieu lentique, les caractères du *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. apparaissent comme suit (R. CORILLION, 1982) :

Plante monoïque vert pâle de 3-10 cm de haut, en petites touffes denses, à nœuds bulbillifères très nombreux à la base des [redacted] et [redacted] les rhizoïdes.

Phylloïdes stériles 4-5 par verticille, d'env. 220 µm d'épaisseur, souvent inégaux, à 3-5 (-6) cellules, atteignant jusqu'à 3 cm.

Phylloïdes fertiles 5-7(-8), en têtes appauvries, peu apparentes, avec 1(-2) nœuds pourvus de rayons secondaires latéraux, très rarement de rayons tertiaires. Cellules terminales arrondies.

Gamétanges conjoints ou séparés sur la même plante, au 1er nœud du rachis, ainsi qu'au 1er nœud d'un ou deux rayons secondaires (éventuellement), souvent brièvement stipités (pédicelle d'env. 180 µm).

Oogones 1-3, de 480-560 µm de longueur totale (coronule comprise), 400-460 µm de largeur. Cellules spirales à 9-10 spires. *Coronule* de 40-75 µm de haut sur (80-) 100-125 µm de large à la base.

Oospores de 270-375 (-415) µm de long sur 260-315 µm de large, à 6-8 crêtes spirales peu proéminentes (intervalles d'environ 40-60 µm) avec fines ponctuations sous les crêtes.

Anthéridies de (395-) 420-525 (-565) µm de diamètre.

— L'examen des spécimens d'eau courante de l'anse du Volage montre diverses modifications morphologiques, avec quelques écarts par rapport aux données numériques précédentes (en italiques) :

Plante monoïque *(à tendance subdioïque, par raréfaction des anthéridies)*, en *fuseaux nageants*, à nœuds bulbillifères très nombreux sur les axes. Axes de 200-400 µm de large.

Phylloïdes fertiles 5-8, à (4-) 5 (-6) segments, *jamais disposés en têtes*, avec 1 nœud basal pourvu ou non de 1-2 (rarement 3) rayons secondaires latéraux; *rayons tertiaires ordinairement absents* (fig. 1; fig. 2, A).

Gamétanges conjoints ou disjoints, *peu nombreux, inégalement répartis sur un même verticille, absents sur certains phylloïdes,* situés au 1er nœud du rachis, parfois *très longuement stipités* (fig. 1; fig. 2 A et C).

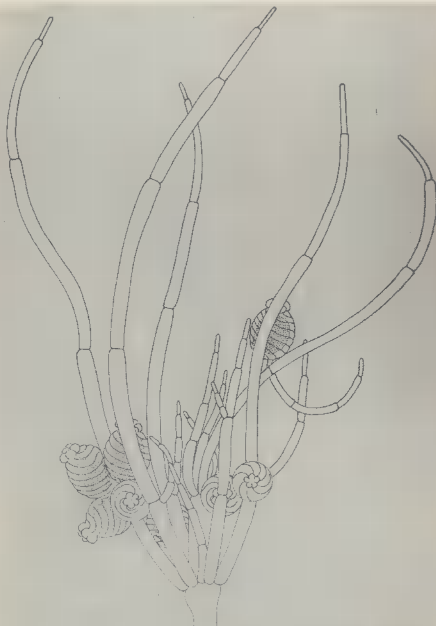


Fig. 1. — *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. — Extrémité d'un axe. Verticille fertile (7 oogones, absence d'anthéridies; ramification diminuée des phylloïdes). Gr. : x 20.

Oogones (0-) 1-5 sur le phylloïde (fig. 1; fig. 2), de 500-600 µm de long (coronule comprise), 400-440 µm de large. Cellules spirales à (8-) 9 (-10) spires avec *apex très renflé-saillant* après la chute de la coronule. Coronule d'env. 100 µm de large sur 60 µm de haut.

Oospores (0-) 1-5, d'env. 340-360 µm de long, sur 260-300 µm de large, à 6-8 crêtes spirales peu proéminentes.

Anthéridies ayant 500-550 (-600) µm de diamètre, fréquemment à l'extrémité de *longs pédicelles* (fig. 2, C) et présentant alors une forme ovale un peu aplatie (440-500 µm de haut sur 500-650 µm de large) (fig. 2, C).

– Comme dans la plupart des formes végétales d'eau courante, le thalle et ses diverses parties (axes primaires et secondaires, phylloïdes) montrent un allongement prononcé. L'axe principal peut atteindre 15 cm et au-delà pour certains sujets. Les phylloïdes fertiles sont eux-mêmes plus longs et plus grêles (fig. 2, A) que dans les formes lacustres. Ils possèdent surtout une structure simplifiée et peuvent être réduits au seul rachis comme dans le genre *Chara* (fig. 2, A). D'où l'absence de têtes pelotonnées d'aspect très complexe, à subdivisions très enchevêtrées, si constantes et caractéristiques du genre *Tolypella*[2]. Il en résulte une physionomie générale et un port nitelloïdes (genre *Nitella*) (fig. 1 ; fig. 2, A).

– Dans l'ensemble, la fructification est des plus appauvrie et la sexualité dégradée (fig. 2, A), au profit du développement de productions nodales bulbillifères, visibles à la base des verticilles et sur le système rhizoïdien. Chaque bulbille donne naissance à 5-8 axes nouveaux sur les sujets observés.

La réduction considérable du nombre de gamétanges semble davantage atteindre les individus disposés en plein courant mais, d'une manière générale, elle paraît être en corrélation avec les basses températures du milieu lotique local. Il faut noter la nette prédominance statistique des oogones (fig. 1) et la rareté des anthéridies (quelques unités seulement sur certains sujets). Cette condition subdioïque peut masquer la monoïcité réelle dans le cas d'une observation superficielle.

D'autre part, fait unique à notre connaissance chez les Characées, les anthéridies sont souvent pourvues de pédicelles très allongées (fig. 2, C). Nous notons, pour certains, une longueur atteignant parfois plusieurs millimètres (960 µm à 4800 µm; dans un cas : 11 mm !), valeurs sans commune mesure avec celles connues dans le genre *Tolypella* où les gamétanges sont très brièvement pédicellés à l'état normal. Ces anthéridies, comme les phylloïdes, baignent «entre deux eaux» dans le courant.

Le tableau ci-après résume les principaux cas relatifs à la distribution des gamétanges sur les phylloïdes des verticilles fertiles.

Les modalités de la distribution des gamétanges dans le genre *Tolypella* sont loin d'être aussi rigides que dans les genres *Nitella* et *Chara*, mais les dispositifs décrits *supra* sont des aspects extrêmes de l'appauvrissement de la fructification à l'intérieur du genre *Tolypella*.

2. D'où l'éthymologie du nom *Tolypella*, d'après le grec : τολυπευμα (= peloton).

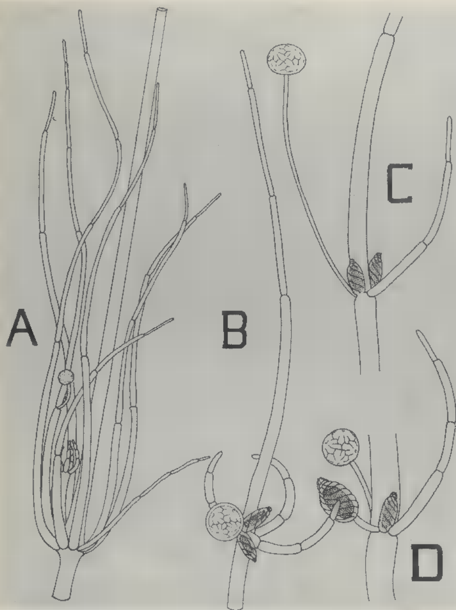


Fig. 2. — *Tolypella antarctica* (A. Br.) R. Cor. — A. Verticille à 7 phylloïdes inégaux, 1 anthéridie stipitée, x 10; — B. Phylloïde à 5 segments; 3 rayons secondaires; 2 oogones et 1 anthéridie au 1er nœud, x 20; — C. Phylloïde (ramification au 1er nœud : 1 rayon secondaire, 2 jeunes oogones, 1 anthéridie longuement stipitée), x 25; — D. Phylloïde (ramification au 1er nœud : 1 rayon secondaire, 2 oogones, 1 anthéridie), x 28.

Nombre de gamétanges sur chaque phylloïde :		Nombre de rayons secondaires :
OOGONES	ANTHÉRIDIES	
0	0	
0	1 pédicellée	0
0	1	2
0	1 longuement péd.	0
1 pédicellé	0	0
1	0	1
1	1 péd.	1
1 péd.	0	2
2	1 péd.	0
2	1 péd.	1 (fig. 2, C, D)
2	1	3 (fig. 2, B)
3	1 péd.	0
4	1	[illegible]
5	[illegible]	0

Le nombre de segments des phylloïdes est de (4-)5 (-6).

Au total, l'étude des formes «rhéophiles» de *Tolypella antarctica* montre la profonde influence des conditions stationnelles et surtout climatiques locales sur la morphologie du thalle et les modalités de production et de répartition des gamétanges sur les verticilles de phylloïdes, puisqu'elles déterminent à la fois une simplification de la ramification et une dégradation au moins partielle de la sexualité.

La multiplication végétative est intensifiée par de nombreuses bulbilles dotées d'une grande capacité de production de nouveaux axes. La suppléance de la reproduction sexuée, au cours de certains étés plus froids, peut ainsi être assurée en totalité ou en partie.

Telle que nous l'avons décrite, la fructification appauvrie, très inégalement distribuée sur une même plante, comme sur un même verticille, contraste avec la surabondante production de gamétanges par les autres espèces de *Tolypella* des zones tempérées et chaudes du globe.

De nouvelles observations permettraient de connaître la nature du stock chromosomique, les modalités de dispersion des spermatozoïdes, de fécondation des oogones, ainsi que les conditions de germination propres aux oospores et à la formation des pro-embryons à une période de l'année (novembre-décembre = mai-juin de l'hémisphère boréal) où la température des eaux est encore très basse.

L'intérêt des formes d'eau courante de *Tolypella antarctica*, au-delà du polymorphisme dont elles témoignent et qui est de règle chez beaucoup de Characées, est aussi de souligner ses possibilités et ses limites d'adaptation et de résistance aux rudes conditions des printemps et étés antarctiques à la latitude des Kerguelen.

BIBLIOGRAPHIE

BOUSQUET, B., 1974 — Contribution à l'étude écologique des Salmonidées introduits dans l'archipel des Kerguelen. *Dipl. Et. Ap. Biol. anim. Fac. Sci. Univ. Toulouse*, 58 pages dact.

CORILLION, R., 1957 — Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. 499 pages, 35 pl., 64 cartes. Imprimerie bretonne, Rennes. Réimpression par Otto KOELTZ, Koenigstein, R.F.A., 1972.

CORILLION, R., 1982 — Les Characées des îles Kerguelen (Terres australes et antarctiques françaises). *Bull. Soc. Et. Sci. Anjou*, n.s. T. XI : 47-64.

HOOKER, J.D., 1847 — The Botany of the antarctic voyage of H.M. Discovery ships *Erebus* and *Terror* in the years 1839-1843 under the command of captain Sir James Clark ROSS. I. Flora antarctica, part. II. Botany of Fuegia, the Falklands, Kerguelen's Land, etc., London (N° 22) : 381-396, pl. 169-176 (cf. p. 395).

HOOKER, J.D., 1879 — Botany of Kerguelen island *in* : Account of the petrological, botanical and zoological collections made in Kerguelen's Land during the transit of Venus Expedition in the years 1874-1875. *Philos. Trans.*, vol. 168 (extra vol.) : 9-23, pl. 1-23 (cf. p. 15).

MOSELEY, H.N., 1876 — Further notes on the plants of Kerguelen, with some remarks on the Insects. *Journ. Linn. Soc.*, London, Bot. 15 (82) : 53-54.

THEREZIEN, Y., 1976 — Algues d'eau douce des Iles Kerguelen et de l'Archipel des Crozet (à l'exclusion des Diatomées). I. Travaux sur les Algues d'eau douce des Iles Kerguelen et de l'Archipel des Crozet jusqu'en 1975. *Bull. C.N.F.R.A.* 41 : 21-59.

WILLE, N., 1928 — Süsswasseralgen von der Deutschen Südpolar-Expedition auf der Schiff «Gauss» (Leiter : E. von DRYGALSKI). II. Süsswasseralgen von der Inselgruppe Kerguelen. Dt. Südpol. Exp., Botanik VIII : 412-445 (cf. p. 440).

LES CHARACÉES : DES MODÈLES BIOLOGIQUES REMARQUABLES[1]

Georges DUCREUX*

RÉSUMÉ. — Tout [redacted] présentant une organisation morphologique complexe permettant la référence aux plantes supérieures, l'appareil végétatif et reproducteur des Charophycées est réalisé sur la base d'une structure cellulaire simple, dont la filiation résulte d'une ontogenèse rigoureuse, et qui est caractérisée par deux lignées cellulaires : nodale et internodale. Plantes bien étudiées au plan systématique, génétique, cytologique et cultivables [redacted] conditions axéniques, elles permettent des investigations expérimentales, au moyen des techniques les plus modernes, dans les domaines de la biologie du développement et de la biologie cellulaire. Sur la base de travaux récents quelques exemples sont donnés dans les domaines : du contrôle corrélatif du développement, de la cytomorphogenèse et de la caractérisation des lignées cellulaires constitutives de la plante. Les Charophycées sont des modèles remarquables pour la compréhension des mécanismes cellulaires impliqués dans le développement de l'organisme végétal.

ABSTRACT. — Although Charophyceae present [redacted] complex morphological organization, which provides a basis for comparison with higher plants, their vegetative and reproductive apparatus is based on [redacted] simple cellular structure resulting from [redacted] strict ontogenesis and characterized by two cellular lines : nodal and internodal. These plants have been well studied at the systematic, genetic and cytological levels and can be cultivated in axenic conditions, thus allowing investigation by the latest experimental techniques in the fields of developmental and cellular biology. On the basis of some recent works, several examples are offered in the following domains : correlative control of development, cytomorphogenesis and characterization of cellular lines constitutive of the plant. Charophyceae are remarkable models for [redacted] better understanding of the cellular mechanisms implicated in the development of a plant organism.

MOTS CLÉS : *Chara*, corrélations, cultures axéniques, électrophorèse, génétique, lignées cellulaires, *Nitella*, ontogenèse, polarité, protoplastes, synchronisation.

1. Communication présentée le 31 mai 1984 au Colloque de la Société Phycologique de France à Angers.

* Laboratoire d'Étude et d'Exploitation du Polymorphisme Végétal associé au C.N.R.S., Bât. 360 - Faculté des Sciences - 91405 Orsay Cedex.

Des plantes qui existent depuis 350 millions d'années ! C'est une première originalité du groupe des Charophytes dont les premiers représentants indubitables sont reconnus du Silurien (GRAMBAST, 1974) et dont les derniers peuplent encore certaines de nos collections d'eau douce.

Ces plantes relativement fragiles n'auraient pu laisser aucune trace paléontologique. Un appareil reproducteur original et évolué dont la partie femelle, en raison de sa calcification, a été facilement fossilisée, a permis des études phylogénétiques (GRAMBAST, 1974) ou paléostratigraphiques extrêmement précises. Déjà des modèles dans ce domaine. Une autre originalité réside dans la complexité de leur organisation aussi bien au niveau de l'appareil végétatif que de l'appareil reproducteur qui ont conduit à des discussions sur leur position systématique (CORILLION, 1975). L'ensemble des arguments paléontologiques, (GRAMBAST, 1974), morphologiques (GROVES et BULLOCK-WEBSTER, 1920; SUNDARALINGAM, 1960), morphogénétiques (DUCREUX, 1975) et cytologiques (PICKETT-HEAPS, 1975) vont dans le sens de la création d'un embranchement situé en position intermédiaire entre les Euchlorophycées et les Bryophytes (CHADEFAUD, 1960).

Malgré la réduction actuelle des Charophytes à la seule famille des Characées comprenant seulement 6 genres, leur importance demeure au plan écologique, systématique et phytosociologique. Nous n'insisterons pas sur ces aspects qui seront développés par d'autres intervenants beaucoup plus qualifiés. Nous resterons dans le domaine de la biologie du développement en essayant de montrer les avantages présentés par les Characées et de situer, dans leurs grandes lignes, les travaux et les orientations actuelles.

I. – INTÉRETS EXPÉRIMENTAUX PRÉSENTÉS PAR LES CHARACÉES

1 - Une taxonomie précise et une génétique possible.

C'est un premier avantage non négligeable que de situer exactement le matériel utilisé expérimentalement; nous verrons que même pour des études au niveau cellulaire, cet élément garde son importance. Or, il existe peu de groupes chez les plantes dites inférieures qui soient aussi bien connu que celui des Characées au plan systématique et caryotypique. Je citerai pour mémoire les travaux de WOOD et IMAHORI, 1965; CORILLION, 1957; GUERLESQUIN, 1967.

Il existe encore moins de groupes (si on excepte les unicellulaires) qui permettent chez les algues, ou les unités systématiques proches, une génétique expérimentale. En particulier en raison de la difficulté d'obtenir, pour des croisements contrôlés, une castration correcte des plantes. Cela est possible avec les Characées, soit par des moyens physiques, soit par irradiation aux rayons gamma (Mc CRACKEN et al., 1966; PROCTOR, 1974) et du fait que certaines espèces sont dioïques. Il existe de plus des marqueurs morphologiques

précis permettant de repérer les hybrides. Sur ces bases, PROCTOR (1975) a pu conduire de remarquables travaux sur la spéciation des Charophycées. Une analyse génétique de certains mécanismes de la biologie du développement de la plante est donc envisageable.

Un petit problème cependant : si de nombreux auteurs s'accordent, sur la base d'observations cytologiques et cytophotométriques, pour considérer que les Characées sont des plantes haploïdes et que la méiose intervient à la germination du zygote, les chromosomes méiotiques n'ont jamais été observés avec certitude (GUERLESQUIN et NOOR, 1982).

2 - Une organisation morphologique élaborée.

La plante (Fig. 1) possède un axe principal dressé, terminé par un bourgeon où se situe la zone de croissance. Cet axe est constitué de l'alternance : de nœuds au niveau desquels sont situés des verticilles de rameaux, à croissance limitée, porteurs des organes reproducteurs, et d'entre-nœuds. Au niveau de l'un des rameaux de chaque verticille on observe, en position axillaire, un bourgeon qui reste latent dans les conditions normales de croissance mais peut assurer un relai en cas de rupture accidentelle de l'axe ou de bouturage. L'organisation des rameaux à croissance limitée, la cortication et ses dépendances, la situation et la structure des organes reproducteurs sont autant de marqueurs morphologiques qui permettent une systématique précise (CORILLION, 1975). La fixation de la plante est assurée par des rhizoïdes de structure complexe qui peuvent assurer une multiplication végétative (DUCREUX, 1975).

La nomenclature morphologique descriptive des Characées est complexe (CORILLION, 1975) mais si on la conçoit dans un cadre plus phylogénétique on peut faire l'analogie avec le cladome des algues défini par CHADEFAUD (1952, 1979) ou avec certaines plantes supérieures à rameaux végétatifs dimorphes (DUCREUX, 1975).

3 - Une organisation cellulaire programmée.

Nous n'indiquerons que certains points essentiels, l'analyse détaillée de la structure cellulaire de la plante et de son ontogenèse ayant été développée dans des travaux antérieurs (DUCREUX, 1975, 1977, 1979).

L'analyse du mode de croissance de l'appareil végétatif de *Chara* montre que les premières divisions intervenant au niveau de l'apex sont déterminantes pour la morphogenèse de la plante (Fig. 2).

Le développement est assuré par la division régulière de la cellule apicale, mais l'originalité du fonctionnement de l'apex réside dans le comportement de la cellule sous-apicale ainsi produite. Cette cellule se segmente en effet transversalement pour donner deux cellules filles dont les potentialités morphogénétiques, respectivement nodale et internodale, sont immédiatement et totalement différentes (Fig. 2).

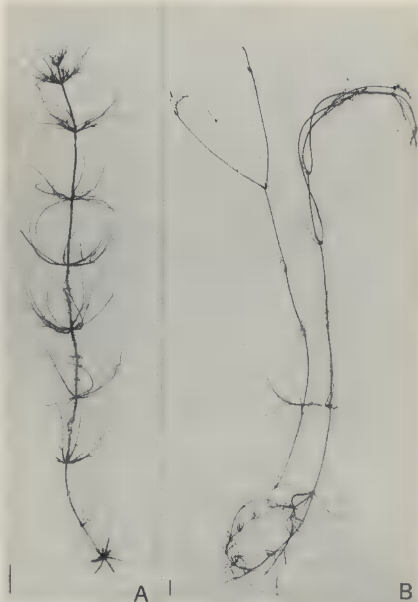


Fig. 1. — Morphologie d'ensemble (Plantes cultivées *in vitro*; échelle 1 cm). A : *Chara vulgaris* L. B : *Nitella translucens* (Pers.) Agardh.

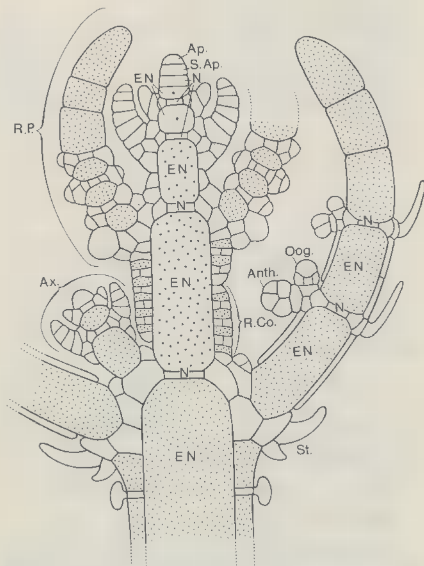


Fig. 2. — Coupe longitudinale axiale schématique du bourgeon terminal de *Chara*. Dans les parties dont l'ontogenèse est achevée, les articles internodaux sont indiqués en pointillé. — Anth. : anthéridie; Ap. : apicale; Ax. : bourgeon axillaire; E.N. : article internodal; N. : nœud; Oog. : oogone; R.Co. : rameau corticant; R.P. : rameau pleuridien; St. : stipulode.

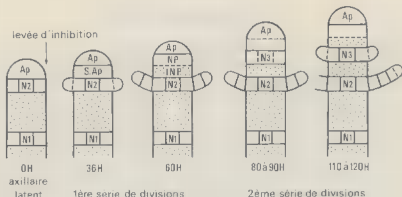
La cellule internodale ne se cloisonne plus ultérieurement et se transforme [redacted] un long article coenocytique qui est masqué par la cortication chez certains *Chara* et reste dénudé chez d'autres ainsi que chez *Nitella* (Fig. 1). Cette particularité a été exploitée expérimentalement d'autant plus que l'article peut atteindre une très grande taille (plusieurs cm). La cellule nodale en revanche, au terme d'une segmentation complexe, est à l'origine des rameaux verticillés à croissance limitée. Le nœud produit également le bourgeon axillaire. Malgré une certaine complexité morphologique déjà soulignée les différents organes de la plante sont constitués d'un nombre relativement réduit de cellules dont la filiation peut être suivie du fait d'une ontogenèse rigoureuse (DUCREUX, 1975). Cette situation est évidemment favorable à la recherche d'informations concernant la modification, au cours de l'ontogenèse ou sous l'influence de l'expérimentation, du programme morphogénétique de cellules jouant un rôle bien déterminé dans la construction de la plante. De plus, le développement s'organise à tous les niveaux autour de deux lignées cellulaires : nodale et internodale, bien caractérisées (Fig. 2).

Mais il y a plus : l'organisation cellulaire est non seulement programmée, elle est programmable dans le temps. On peut en donner pour preuve la maîtrise du fonctionnement du bourgeon axillaire. Ces bourgeons, une fois leur ontogenèse achevée, restent à l'état latent et présentent tous une organisation cellulaire identique. La levée expérimentale des corrélations d'inhibition s'exerçant à leur niveau permet une synchronisation des premières étapes de leur développement (DUCREUX, 1979). Il est donc possible d'analyser de façon dynamique le fonctionnement de l'apex et l'ontogenèse des organes latéraux. On peut également intervenir expérimentalement à des stades précis (Fig. 3).

On peut trouver des situations tout aussi intéressantes au niveau des organes reproducteurs, plus particulièrement des organes mâles. Leur ontogenèse est complexe mais la mise en place des filaments spermatogènes suit un modèle remarquable bien étudié par DELAY et CARPENTIER (1955). Ces filaments peuvent comprendre jusqu'à 128 cellules. Leur constitution à partir d'une cellule initiale se fait par des divisions synchrones de sorte, qu'à un moment donné, on peut disposer au niveau d'un même filament de noyaux à la même phase du cycle nucléaire. Cette même particularité [redacted] favorisé l'analyse de la cytologie de la spermiogenèse (PICKETT-HEAPS, 1968 a et b; MOESTRUP, 1970).

4 - Une accessibilité aux techniques expérimentales modernes.

— **Cultures axéniques** : c'est un problème qui limite souvent l'expérimentation chez les algues. Les travaux de FORSBERG (1965a et b) ont montré qu'il était possible d'axéniser et d'obtenir un développement normal de *Chara* en culture *in vitro*. L'intérêt de cette méthode de culture est manifeste à double titre puisqu'elle permet un contrôle strict des conditions écologiques et une multiplication végétative active (possibilité d'obtenir 100 plantes par an à partir d'une germination) conduisant à la constitution de clones.

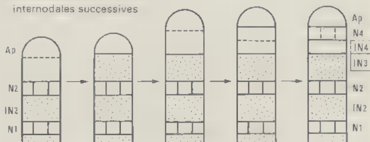


A – Fonctionnement normal

CENTRIFUGATION MENAGEE EN COURS DE MITOSE S.s APICALE

B – Fonctionnement après centrifugation

a – mise en place de 2 cellules internodales successives



b – ou mise en place de 3 cellules internodales successives

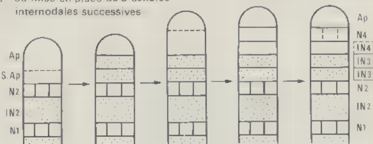


Fig. 3. — A : Principales étapes du développement des bourgeons axillaires après levée des corrélations d'inhibition (temps exprimés en heures à partir de l'intervention expérimentale). — B : Interprétation des anomalies de fonctionnement constatées après centrifugation ménagée en cours de mitose de la cellule sous-apicale (d'après DUCREUX, 1975). — Ap. : apicale; INP. : cellule internodale primordiale; NP. : cellule nodale primordiale; N et IN. : cellules nodales et internodales numérotées en fonction de leur origine ontogénique.

A. Méthodes de stérilisation.

1. D'après FORSBERG (1965b):

Alcool 70% - 1 à 2 minutes
Hypochlorite de calcium 7% - 20-25 [illegible]
Plusieurs rinçages dans l'eau distillée stérile.

2. D'après DUCREUX :

Acide acétique 0,5 M - 1 minute
Hypochlorite de calcium 5% - 3mn
3 rinçages successifs dans l'eau distillée stérile.

B. Milieu de culture (d'après FORSBERG (1965a):

$CaNO_3$	0,08 g	Zn (as chloride)	0,1mg
$MgSO_4$ 7 H_2O	0,10 g	Mn "	2 ug
Na_2CO_3	0,02 g	Co "	2 ug
Na_2SiO_3	0,01 g	Cu "	4 ug
KCl	0,03 g	B (H_3BO_3)	0,4mg
K_2HPO_4	0,56 mg	Mo (Na-salt)	0,1mg
Fe (as chloride)	0,4 mg		

NTA (=nitrilo triacetic acid) .... 20 mg
TRIS (tris-(hydroxymethyl)-aminometan) .... 0,5 g
pH adjusted to 7.0 by 1 N HCl.

(Concentrations pour 1 l)

Tableau 1. — Obtention de cultures axéniques. A : Méthodes de stérilisation. B : Milieu de culture.

L'axénisation des souches est favorisée par la résistance de la paroi et permet divers traitements de stérilisation (Tableau 1). Nous n'avons pas multiplié les essais mais nous avons réussi à obtenir la culture et la fructification, dans ces conditions, de plusieurs espèces de *Chara* et plus récemment de *Nitella* (Tableau 2). Les échecs relèvent principalement de l'état du matériel récolté et de la difficulté, dans certains cas, de lever la dormance (PROCTOR, 1960).

Chara aspera Deth. ex Willd.
Chara polyacantha A. Br.
Chara vulgaris L.*
Nitella mucronata (A. Br.) Miquel.
Nitella tenuissima (Desv.) Kutz.
*Nitella translucens** (Pers.) Agardh.

Tableau 2. — Espèces de Characées obtenues en culture axénique.
* Espèces actuellement en culture.

– **Cytologie et cytochimie** : les Characées se prêtent bien également aux études cytologiques en particulier ultrastructurales. Elles ont donné lieu à de nombreux travaux qui ont permis de préciser l'évolution des cellules au cours de l'ontogenèse des différents organes (PICKETT-HEAPS, 1967 a et b, 1968 a et b; DUCREUX, 1968, 1979), la position phylogénétique des Characées (PICKETT-HEAPS, 1975), ou qui ont servi de support à des études de physiologie cellulaire (CRAWLEY, 1965; NAGAI et REBHUN, 1966; FISCHER et al., 1974; FRANCESCHI et LUCAS, 1980, 1981; LUCAS et FRANCESCHI, 1981). D'autres études concernant plus particulièrement l'évolution des filaments spermatogènes et les étapes de la spermiogenèse ont montré la possibilité d'appliquer des méthodes de cytochimie ultrastructurale permettant de caractériser certains constituants nucléaires et de suivre leur évolution (ROBERT, 1979; KWIATKOWSKA et MASZEWSKI, 1979, 1980).

– **Electrophorèse** : il convient de mettre l'accent sur cette technique car malgré une large utilisation dans les analyses de systématique et de génétique des populations elle est peu utilisée chez les algues (HOLTON, 1973), en particulier pluricellulaires. Des difficultés d'adaptation des techniques expérimentales en sont probablement la cause. Les travaux de GRANT et PROCTOR (1980) ont permis de caractériser les phénotypes de différentes espèces et d'avancer des hypothèses sur les mécanismes génétiques de la variation des Characées.

On pourrait envisager de nombreuses autres méthodes expérimentales qui se sont révélées utilisables chez ces plantes en particulier dans le domaine de l'électrophysiologie. Ces quelques exemples montrent que non seulement les Characées peuvent servir de modèles morphologiques et cellulaires mais qu'elles sont accessibles à tout un arsenal de techniques modernes.

II – QUELQUES ORIENTATIONS ACTUELLES, CHEZ LES CHARACÉES, DANS LES ÉTUDES DE BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

1 - Au niveau de la plante entière.

L'architecture de la plante favorise une analyse précise des actions corrélatives s'exerçant entre les différents organes. Nous citerons deux exemples. 1) Le premier concerne les actions contrôlant le développement du bourgeon axillaire. Ce bourgeon est maintenu à l'état latent dans les conditions normales de croissance. Cet arrêt de développement implique l'existence de corrélations d'inhibition et relève du phénomène de «dominance apicale» bien connu chez les plantes supérieures. A signaler à ce propos que le rôle des auxines a pu être mis en évidence dans ce phénomène chez *Chara* (LIBBERT et JAHNKE, 1965). Une analyse expérimentale précise par des traumatismes fins réalisés [redacted] niveau de l'apex (DUCREUX, 1975) a permis de montrer que les influences inhibitrices s'exercent à partir des cellules initiales de l'apex principal et des

jeunes pleuridies. La simplicité relative et l'uniformité d'organisation du bourgeon axillaire permet d'envisager l'analyse de la séquence des évènements consécutifs à la levée d'inhibition, en particulier au niveau de la cellule apicale (DUCREUX, 1977) et d'obtenir des informations sur les mécanismes impliqués. 2) Nous avons également mis en évidence un contrôle de la vitesse d'organogenèse de l'apex par les organes latéraux édifiés (pleuridies, bourgeon axillaire). En fonction du schéma expérimental choisi, on observe une accélération ou un ralentissement du rythme mitotique de la cellule apicale (DUCREUX, 1975). Dans ce dernier cas, on peut même obtenir un arrêt plus ou moins long de son fonctionnement et déclencher ultérieurement la reprise des mitoses. On obtient ainsi, en fonction de la durée du temps de fonctionnement, une morphologie de plus en plus modifiée permettant d'établir des relations entre les phénomènes d'organogenèse et les perturbations subies par la cellule qui en est responsable.

Ces deux exemples révèlent la complexité des actions corrélatives modelant la morphogenèse des différentes parties de l'appareil végétatif et incitent à établir des rapprochements avec les plantes supérieures, mais avec un avantage : il est possible d'étudier la traduction des actions corrélatives au niveau de l'unité cellulaire. De plus, le fait qu'en l'absence de tissus vasculaires les mécanismes impliqués pourraient être les mêmes pour les actions s'exerçant à courte et à longue distance pourrait offrir une voie nouvelle pour la recherche de la nature ou du support des messages corrélatifs.

2 - Cytomorphogenèse et développement.

Il s'agit de travaux concernant essentiellement les cellules initiales de l'apex des axes chlorophylliens (DUCREUX, 1975) ou des rhizoïdes (SIEVERS et SCHNEPF, 1981).

Au niveau de l'apex des axes chlorophylliens ces investigations ont bénéficié de la possibilité de synchronisation du développement des bourgeons axillaires précédemment évoquée ce qui a permis de développer une étude séquentielle du fonctionnement des cellules initiales (DUCREUX, 1979). La caractéristique essentielle de ce fonctionnement est l'existence de remaniements cytoplasmiques qui précèdent les mitoses et conduisent à une distribution polarisée du cytoplasme. La cellule apicale, après une division récente, montre autour d'un noyau volumineux un cytoplasme dense dont les organites, à l'exception des chloroplastes situés à la périphérie, sont uniformément répartis. Dans le temps qui précède une nouvelle mitose des phénomènes de nature autophagique conduisent à la formation de plages vacuolaires contenant des organites cytoplasmiques plus ou moins dégradés, localisées à la base de la cellule. L'apicale en activité est donc caractérisée par une organisation polarisée déterminée par des processus métaboliques actifs précédant l'entrée en mitose qui de ce fait est inégale (DUCREUX, 1977, 1979).

Des phénomènes comparables interviennent au niveau de la cellule sous-apicale dont la division inégale (DUCREUX, 1977) est à l'origine des deux

lignées cellulaires caractérisant l'organisation de la plante (Fig. 2 et 3) : une lignée nodale dont les potentialités morphogénétiques sont plus élevées, et une lignée internodale qui a perdu l'aptitude à la segmentation et donne un long article coenocytique. Des centrifugations réalisées en cours de mitose de la cellule sous-apicale d'apex à fonctionnement synchrone confirment que la distribution polarisée du contenu cellulaire est une étape nécessaire à la réalisation du programme morphogénétique normal (DUCREUX, 1975 et Fig. 3). Mais, l'inégalité de répartition du cytoplasme n'est pas seule en cause; le matériel nucléaire des cellules issues de la mitose est différent quantitativement et qualitativement, en particulier en ce qui concerne la structure du matériel nucléolaire. Nous avons entrepris une étude en cytochimie ultrastructurale, sur la base des techniques utilisées pour localiser les constituants nucléaires au cours de la spermiogenèse (ROBERT, 1979) qui ont permis de montrer l'existence de modifications à un stade très précoce (DUCREUX et ROBERT, non publié). En résumé, on dispose au niveau de l'apex de cellules à fonctionnement bien caractérisé permettant de servir de modèles pour l'analyse de problèmes de cytomorphogenèse et de différenciation cellulaire.

La cellule apicale des rhizoïdes a été également l'objet de nombreuses recherches (SIEVERS et SCHNEPF, 1981). On retrouve l'importance de la distribution polarisée des organites cytoplasmiques (SIEVERS, 1965, 1967) pour le fonctionnement d'une cellule apicale mais dans un contexte différent puisque, dans ce cas, cette même cellule tout en se divisant assure l'allongement rapide du rhizoïde (180 $\mu m\ h^{-1}$, SIEVERS, 1965). C'est aussi un modèle intéressant pour l'analyse des mécanismes déterminant la mise en place et le maintien des gradients morphologiques et physiologiques directement liés aux programmes morphogénétiques de la cellule. Mais il existe un autre aspect : ces rhizoïdes, comme les racines des plantes supérieures, possèdent un géotropisme positif. La simplicité du système, une cellule en jeu et le fait que cette cellule soit transparente, a favorisé un suivi cinématographique du phénomène et permis une analyse des mécanismes mis en jeu (SIEVERS et SCHRÖTER, 1971; SIEVERS et VOLKMANN, 1979). Ces études ont pu mettre en évidence le rôle de statolithes dans le déclenchement de la réponse. Le relai est assuré, pour l'expression du phénomène, par une modification de la distribution des organites cytoplasmiques conduisant à une croissance différentielle des parois latérales de la cellule puis à la courbure gravitropique (SIEVERS et SCHNEPF, 1981).

3 - Caractérisation des lignées cellulaires.

L'appareil végétatif des Characées est caractérisé par la mise en place au niveau de l'apex, dès la division de la cellule sous-apicale, de deux lignées cellulaires exprimant des potentialités différentes. L'une de ces lignées (dite nodale car elle est à l'origine des ramifications) conserve la possibilité de donner de nouveaux apex contrairement à l'autre. Cette situation est particulièrement intéressante sur le plan fondamental. On utilise de plus en plus chez les plantes supérieures, dans le cadre des programmes d'amélioration des plantes, les cul-

tures de cellules isolées ou de protoplastes. Or, on ne sait pas si l'isolement d'une cellule lui permet à nouveau d'exprimer l'ensemble de son information héréditaire. On contrôle encore très mal la séquence des évènements conduisant de la cellule isolée à la plante. On ne sait pas non plus si le programme de développement d'une cellule isolée est le même que celui du protoplaste correspondant. Toutes ces questions fondamentales de différenciation cellulaire peuvent être envisagées de façon simple chez les Characées puisque schématiquement il n'existe que deux catégories cellulaires parfaitement définies.

Expérimentalement, le problème est plus compliqué en raison de la difficulté de dissocier les deux types de cellules. On peut cependant obtenir l'isolement mécanique d'articles internodaux en utilisant ceux qui sont à l'extrémité des pleuridies. L'expérience a été réalisée chez *Chara* (DUCREUX, non publié). Les articles ainsi isolés se maintiennent en vie pendant plusieurs semaines; ils sont l'objet de modifications internes concernant en particulier la zone cytoplasmique pariétale et l'arrangement des chloroplastes mais ne conduisent pas à la néoformation d'apex. Des résultats différents ont été obtenus par SANDAN (1955, 1958) sur *Nitella flexilis* soit en isolant des articles internodaux de l'axe soit en isolant des portions d'articles à l'aide de ligatures. Dans les deux cas l'auteur observe la néoformation d'axes ou de rhizoïdes. Dans le premier cas l'absence de cellules nodales n'est pas prouvée; dans le second cas, la portion internodale isolée paraît effectivement être en mesure de s'orienter vers une morphogenèse nodale. Nous avons récemment entrepris des expériences comparables avec des articles internodaux de *Nitella translucens* sans obtenir de succès. Ce résultat négatif pourrait être lié soit aux conditions de milieu, soit à un effet génétique. Ce problème est bien connu chez les plantes supérieures où suivant les espèces, ou même les lignées considérées, on constate des aptitudes différentes des cellules isolées à s'engager dans un programme de développement.

Pour réaliser une comparaison des potentialités morphogénétiques des cellules nodales et internodales, nous avons tenté d'obtenir des protoplastes. Cette technique est encore peu développée chez les algues en raison, pour une part, de la composition de la paroi. Quelques résultats ont été obtenus avec les algues Chlorophycées filamenteuses (MARCHANT et FOWKE, 1977; FOWKE et GAMBORG, 1980) et chez *Nitella* (KURODA, 1980), mais dans ce dernier cas, uniquement dans le but d'obtenir des cellules dépourvues de paroi en liaison avec des expériences d'électrophysiologie. Nous cherchons actuellement à mettre au point une méthode permettant d'obtenir les deux catégories cellulaires. Nous avons obtenu des premiers résultats mais la quantité de protoplastes reste encore faible. Nous cherchons à améliorer les conditions techniques et à domestiquer *in vitro* de nouvelles espèces donnant un meilleur rendement.

Dans le même temps, nous essayons de caractériser biochimiquement les deux lignées cellulaires dans le cadre d'une approche des mécanismes de différenciation. La possibilité d'adapter aux Characées les techniques d'électrophorèse offre une première voie en cours d'exploitation. Un premier résultat en électrophorèse bidimensionnelle a mis en évidence l'existence de différences entre

le spectre protéinique de la plante entière et celui des articles internodaux (DUCREUX, non publié). Cette analyse est complétée par des investigations au niveau du noyau. Il s'agit, au moyen de techniques spécifiques fines, de localiser et de caractériser cytochimiquement les principaux constituants nucléaires des différentes catégories cellulaires *in situ* et isolées *in vitro*. Les travaux réalisés sur l'évolution des noyaux aux cours de la spermiogenèse ont mis en évidence des remaniements complexes intéressant les histones et les nucléo-protéines dont l'évolution cytochimique peut être caractérisée, y compris au microscope électronique (ROBERT, 1979). Nous appliquons actuellement ces techniques spécifiques à l'analyse de l'évolution des structures nucléaires aux différentes étapes du fonctionnement de l'apex et à la comparaison des cellules nodales et internodales.

CONCLUSION

Nous avons essayé de montrer l'intérêt des Characées comme modèles expérimentaux dans les études de biologie du développement. On peut en retenir que tout est utilisable, de l'apex aux rhizoïdes, en passant par les organes reproducteurs. De plus, à tout moment on peut faire référence à la cellule et intégrer son fonctionnement dans celui de la plante. Pourtant, nous n'avons évoqué qu'une partie des études conduites chez ces plantes. En amont nous avons déjà signalé leurs intérêts multiples, paléontologiques, paléogéographiques, systématiques, écologiques. En aval, nous avons volontairement laissé de côté tous les travaux, actuellement abondamment développés, concernant la physiologie cellulaire. L'article internodal de par sa grande taille est encore une fois un modèle remarquable pour l'étude des mécanismes cellulaires. Je me bornerai à signaler quelques articles de revues dans ce domaine : contrôle de l'expansion de l'entre-nœud (TAIZ et al., 1981), étude de la cyclose (WILLIAMSON, 1975; SHIMMEN et TAZANA, 1982), étude des transports ioniques dans les membranes (SPANSWICK, 1972; LUCAS, 1976; SHIMMEN et TAZAWA, 1977; ABE et al., 1980; LUCAS, 1982).

Il est important de souligner que l'analyse de ces différents mécanismes aux plans : biochimique, biophysique et moléculaire, pour certains aspects, reste inscrite dans le cadre d'une cellule dont l'ontogenèse, la morphogenèse et la fonction peuvent être parfaitement situées dans la plante. Il s'agit certainement d'un des rares modèles végétaux permettant d'intégrer une démarche de biologie cellulaire pour la compréhension des mécanismes de développement de l'organisme dans son entier.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABE, S., TAKEDA, J. et SENDA M., 1980 — Resting membrane potential of *Nitella expansa* protoplasts. *Plant Cell Physiol.* 21 : 537-546.

CHADEFAUD, M., 1952 — La leçon des algues. Colloque C.N.R.S., mai 1952, Paris : évolution et phylogenèse chez les végétaux. *Année Biol.* 28 : 9-25.

CHADEFAUD, M., 1960 — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). *In* : M. CHADEFAUD [illegible] L. EMBERGER, *Traité de Botanique systématique.* Tome I. Paris : Masson. XV + 1018 p.

CHADEFAUD, M., 1979 — L'évolution de la structure cladomienne chez les Charales et les Céramiales. *Rev. Algol.* n.s. 14 : 253-273.

CORILLION, R., 1957 — Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Sci. Bretagne* 32 : 499 p.

CORILLION, R., 1975 — Flore et végétation du Massif Armoricain : IV : Flore des Charophytes (Characées) du Massif Armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale. Paris : Jouve. 216 p.

CRAWLEY, J.C.N., 1965 — A cytoplasmic organelle in association with the cell walls of *Chara* and *Nitella* cells. *Nature* 205 : 200-201.

DELAY, C. et CARPENTIER, S., 1955 — Action de la colchicine sur *Chara vulgaris* L. I. Action sur les filaments spermatogènes. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 34 : 416-467.

DUCREUX, C., 1968 — Sur l'ultrastructure des apex des bourgeons, principal et axillaire, de *Chara vulgaris* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267 : 163-166.

DUCREUX, G., 1975 — Corrélations et morphogenèse chez le *Chara vulgaris* L. cultivé *in vitro*. *Rev. gén. Bot.* 82 : 215-357.

DUCREUX, G., 1977 — Aspects cytologiques de la dynamique de division des cellules du *Chara vulgaris* L. cultivé *in vitro*. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 40 : 47-64.

DUCREUX, G., 1979 — Fonctionnement de l'apex et ontogenèse; essai d'analyse ultrastructurale chez *Chara vulgaris* L. *Rev. Algol.*, n.s. 14 : 49-62.

FISCHER, R.A., DAINTY, J. et TYREE, M.T., 1974 — A quantitative investigation of symplasmic transport in *Chara corallina*. I. Ultrastructure of the nodal complex cell walls. *Canad. J. Bot.* 52 : 1209-1214.

FOWKE, L.C. et GAMBORG, O.L., 1980 — Applications of protoplast to the studies of plant cells. *Int. Rev. Cytol.* 68 : 9-51.

FORSBERG, C., 1965a — Nutritional studies of *Chara* in axenic cultures. *Physiol. Plant.* 18 : 275-290.

FORSBERG, C., 1965b — Sterile germination of oospores of *Chara* and seeds of *Najas marina*. *Physiol. Plant.* 18 : 128-137.

FRANCESCHI, V.R. et LUCAS, W.J., 1980 — Structure and possible function(s) of charasomes complex plasmalemma - cell wall elaborations present in some characean species. *Protoplasma* 104 : 253-271.

FRANCESCHI, V.R. et LUCAS, W.J., 1981 — The charasome periplasmic space. *Protoplasma* 107 : 269-284.

GRAMBAST, L., 1974 — Phylogeny of the Charophyta. *Taxon*, 23 : 463-481.

GRANT, M.C. et PROCTOR, V.W., 1980 — Electrophoretic analysis of genetic variation in the Charophyta. I. Gene duplication via polyploidy. *J. Phycol.* 16 : 109-115.

GROVES, J. et BULLOCK-WEBSTER, G.R., 1920 — The British charophyta. *Ray. Soc.* London.

GUERLESQUIN, M., 1967 — Recherches caryotypiques et cytotaxinomiques sur les Charophycées d'Europe occidentale et d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, 41 : 265 p.

GUERLESQUIN, M. et NOOR, M.N., 1982 — La méiose et sa place dans le cycle des Charophytes : thèses [redacted] présence et incertitudes. *Cryptogamie : Algologie* 4 : 323-328.

HOLTON, R.W., 1973 — Electrophoresis and the taxonomy of algae. *Bull. Torrey Bot. Club.* 100 : 297-303.

KURODA, K., 1980 — Giant protoplasts from *Nitella* cells. *Cell. Biol. Int. Rep.* 4 : 195-199.

KWIATKOWSKA, M. et MASZEWSKI, J., 1979 — Changes in the content of condensed chromatin during the cell cycle in antheridial filaments of *Chara vulgaris* L. [redacted] related to D.N.A. synthesis, ^{3}H - actinomycin D binding and R.N.A. polymerase activity. *Protoplasma* 98 : 363-367.

KWIATKOWSKA, M. et MASZEWSKI, J., 1980 — Ultrastructure of nuclei and nucleole of the cell cycle blocking and prior to mitotic reactivation. *Biol. Cellulaire* 39 : 151-154.

LIBBERT, E. et JAHNKE, E., 1965 — Untersuchungen über die Apikaldominanz bei *Chara* - arten sowie ihre Beeinflussbarkeit durch Auxin (Indolessigsaüre) und Antiauxin (p. chlorophenoxyisobuttersaüre). *Biol. Zentralbl.* 84 : 25-41.

LUCAS, W.J., 1976 — Plasmalemma transport of HCO_3^- and OH^- in *Chara corallina*. *J. Exp. Bot.* 27 : 19-31.

LUCAS, W.J. et FRANCESCI, V.R., 1981 — Characean charasome - complex and plasmalemma vesicle development. *Protoplasma* 107 : 255-267.

LUCAS, W.J., 1982 — Mechanisms of acquisition of exogenous bicarbonate by internodal cells of *Chara corallina*. *Planta* 156 : 181-192.

MARCHANT, M.J. et FOWKE, L.C., 1977 — Préparation, culture and regeneration of protoplasts from filamentous green algae. *Canad. J. Bot.* 55 : 3080-3086.

Mc CRACKEN, M.D., PROCTOR, V.W. et HOTCHKISS, A.T., 1966 — Attempted hybridization between monoecious and diecious clones of *Chara*. *Amer. J. Bot.* 53 : 937-940.

MOESTRUP, O., 1970 — The fine structure of mature spermatozoïdes of *Chara corallina*, with special reference to microtubules and scales. *Planta* 93 : 295-308.

NAGAI, R., et REBHUN, L.I., 1966 — Cytoplasmic microfilaments in streaming *Nitella* cells. *Aust. J. Biol. Sci.* 20 : 539-551.

PICKETT-HEAPS, J.D., 1967a — Ultrastructure and differentiation in *Chara* sp. I - Vegetative cells. *Austral. J. Biol. Sci.* 20 : 539-551.

PICKETT-HEAPS, J.D., 1967b — Ultrastructure and differentiation in *Chara* sp. II - Mitosis. *Austral. J. Biol. Sci.* 20 : 883-894.

PICKETT-HEAPS, J.D., 1968 a — Ultrastructure and differentiation in *Chara* sp. III - Formation of the antheridium. *Austral. J. Biol. Sci.* 21 : 255-274.

PICKETT-HEAPS, J.D., 1968b — Ultrastructure and differentiation in *Chara (fibrosa)*. IV - Spermatogenesis. *Austral. J. Biol. Sci.* 21 : 655-690.

PICKETT-HEAPS, J.D., 1975 — Green Algae, reproduction and evolution in selected genera. Sinauer association - Sunderland (Mass.) : 467-512.

PROCTOR, V.W., 1960 — Dormancy and germination of *Chara* oospores. *News Bull. Phycol. Soc. Amer.* 13 : 64.

PROCTOR, V.W., 1974 — Permanent emasculation of monoecious Charophyta by exposure to gamma irradiation (Abstract). *J. Phycol.* 10 (Supplement) : 13.

PROCTOR, V.W., 1975 — The nature of charophytes species. *Phycologia* 14 : 97-113.

ROBERT, D., 1979 — Localisation cytochimique en microscopie électronique des constituants nucléaires au cours de la spermiogenèse chez le *Chara vulgaris*. *Ann. Sci. Nat., Bot.* 13ème série, 1 : 67-80.

SANDAN, T. 1955 — Phycological studies on growth and morphogenesis of the isolated plant cell cultured *in vitro*. I - General feature on the growth and morphogenesis of the internodal cell of Characeae. *Bot. Mag.* (Tokyo). 68 : 273-281.

SANDAN, T., 1958 — Phycological studies on growth and morphogenesis of the isolated plant cell cultured in vitro. V - Artificial control of the morphogenetic polarity. *Bot. Mag.* (Tokyo) : 71 : 187-192.

SHIMMEN, T. et TAZAWA, M., 1977 — Control of membrane potential and excitability of *Chara* cells with ATP and Mg^{2+}. *J. Membr. Biol.* 37 : 167-192.

SHIMMEN, T. et TAZAWA, M., 1982 — Cytoplasmic streaming in the cell model of *Nitella*. *Protoplasma* 112 : 101-106.

SIEVERS, A., 1965 — Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur geotropischen Reaktion. I - Über Besonderheiten im Feinbau der Rhizoide von *Chara foetida*. *Z. Pflanzenphysiol.* 53 : 193-213.

SIEVERS, A., 1967 — Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur geotropischen Reaktion. II - Die polare Organisation des normal wachsenden Rhizoids von *Chara foetida*. *Protoplasma* 64 : 225-253.

SIEVERS, A. et SCHRÖTER, K., 1971 — Versuch einer Kausanalyse der geotropischen Reaktionskett in *Chara*. Rhizoid. *Planta* 96 : 339-353.

SIEVERS, A. et VOLKMANN, D., 1979 — Gravitropism in single cells. *In : Encyclopedia of plant physiology*, New Series, Vol. 7 (HAUPT, W., FEINLEIB, M.E., eds.) : 567-572. Berlin - Heidelberg - New York : Springer.

SIEVERS, A. et SCHNEPF, E., 1981 — Morphogenesis and polarity of tubular cells with tip growth. *In : Cytomorphogenesis in plants*, O. Kiermayer Ed. Springer. Verlag. Wien, New York : 265-299.

SPANSWICK, R.M., 1972 — Evidence for an electrogenic ion pump in *Nitella translucens*. I - The effect of pH, K^+, Na^+, light and temperature on the membrane potential and resistance. *Biochim. Biophys. Acta* 288 : 73-89.

SUNDARALINGAM, V.S., 1960 — Comparative morphology of the Charophytes. *Proceedings of the Symposium of algology*. New Delhi. India : 78-84.

TAIZ, L., METRAUX, J.P. et RICHMOND, 1981 — Control cell expansion in the *Nitella* internode. *In : Cytomorphogenesis in plants*, O. Kiermayer Ed. Springer. Verlag. Wien. New York : 231-264.

WILLIAMSON, R.E., 1975 — Cytoplasmic streaming in *Chara* a cell model activated by ATP and inhibited by cytochalasin B. *J. Cell. Sci.* 17 : 655-668.

WOOD, R.D. et IMAHORI, K., 1964-65 — A revision of the Characeae. I - Monograph of the Characeae, 903 p., II - Iconograph. 395 Pl. *Verlag von J. Cramer*. Ed. Weinheim.

INFLUENCE DE LA SALINITÉ SUR LA MULTIPLICATION DU *SKELETONEMA COSTATUM* DANS LES EAUX ESTUARIENNES DE LA LOIRE[1]

Brigitte RAVAIL* et Jean-Michel ROBERT*

RÉSUMÉ. — L'étude de la fertilité potentielle d'eaux de l'estuaire de la Loire prélevées entre septembre 1981 et juillet 1982 a été estimée par la méthode des tests biologiques, en utilisant deux souches différentes du *Skeletonema costatum* (Gréville) Cleve. Les expériences conduites *in vitro* sur des eaux de salinités comprises entre 1 et 26 ‰ permettent de déterminer, pour cette espèce, un seuil halin d'environ 8 ‰ en deçà duquel, aucune croissance n'est observée, quelle que soit la souche. Cette méthode expérimentale réalisée sur des eaux naturelles, confirme le caractère euryhalin de cette diatomée, déjà mis en évidence chez d'autres clones. Des deux souches testées, celle isolée d'une zone proche de l'estuaire apparaît la moins sensible aux fluctuations de salinité. L'indice halin peut être considéré comme un élément primordial de la distribution du *S. costatum* dans l'estuaire de la Loire.

ABSTRACT. — The growth potential study of waters of the Loire estuary was estimated by means of algal bioassay method involving two strains of the Diatom *Skeletonema costatum*. The salinity of the samples collected from September 1981 to July 1982 ranged from 1 to 26 ‰. The results show the wide salinity tolerance of *S. costatum* : between about 7 ‰ and 26 ‰. They lead to define for the two strains a threshold limit of 8 ‰ under which no growth occurs and cells die. These findings realized on natural waters are in agreement with the results obtained with other clones of this diatom. The strain isolated from the brackish waters of a region located near the Loire estuary appears to be less sensitive to the fluctuations of salinity. Salinity is an environmental factor of overriding importance in distribution of *S. costatum* in the waters of the Loire estuary.

MOTS CLÉS : *Skeletonema costatum*, estuaire, salinité, test biologique.

INTRODUCTION

L'estuaire de la Loire constitue une zone naturelle importante de mélange des eaux douces continentales et littorales marines du sud de la péninsule bre-

1. Communication présentée le 31 mai 1984 au Colloque de la Société Phycologique de France à Angers.

* Équipe mixte CNRS - CNEXO, CREMA L'HOUMEAU, Institut des Sciences de la Nature, Laboratoire de Biologie marine, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex, France.

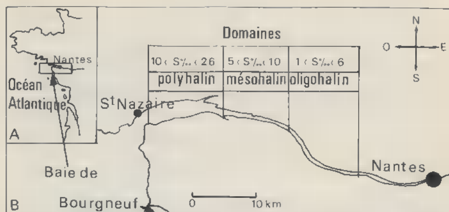


Fig. 1. — L'estuaire de la Loire : A, situation géographique; B, domaines halins de l'estuaire interne entre Nantes et St-Nazaire.

tonne, puisque ce fleuve draine jusqu'à la mer les apports d'un bassin versant de 120 000 km^2. La rencontre des eaux fluviales avec les eaux marines du flot entre les secteurs externe et interne de cet estuaire conduit à le subdiviser en trois domaines halins, selon un gradient de salinité de 0,5 ‰ près de Nantes jusqu'à 30 ‰ environ à St-Nazaire (Fig. 1).

La présente étude a pour but de préciser l'influence de la salinité sur la croissance et la multiplication de la diatomée marine planctonique *Skeletonema costatum* (Gréville) Cleve, introduite dans cet estuaire. Ce facteur de l'environnement est déjà connu comme étant prépondérant dans la distribution des diatomées marines dans les eaux estuariennes (DESIKACHARY et al., 1972), bien que certaines espèces soient réputées pour être très euryhalines (DROOP, 1958; QASIM et al., 1972). Toutefois, leur caractère euryhalin a été déterminé, soit à partir de l'analyse qualitative des peuplements algaux *in situ*, soit à partir de cultures réalisées sur des milieux synthétiques de salinités variées. Dans le cas précis de cette étude, nous avons choisi d'utiliser directement les eaux naturelles comme milieux d'incubation du *S. costatum*, par application de la méthode des tests biologiques tels qu'ils ont été pratiqués avec la même espèce dans l'étude de la fertilité des eaux des claires à huîtres de Vendée (ROBERT et al., 1979).

Deux souches de cette diatomée provenant de deux régions géographiquement éloignées ont donc été testées conjointement, sur des eaux de salinités comprises entre 1 et 26 ‰ : l'une isolée des claires ostréicoles situées au sud de l'estuaire de la Loire, sur le littoral de la baie de Bourgneuf (souche «Bouin»); l'autre provenant de l'algothèque de la Station marine d'Endoume à Marseille (souche «Marseille»). Les résultats obtenus avec ces deux souches nous ont conduit à définir plus précisément la limite inférieure de tolérance de cette espèce si commune dans les eaux côtières enclavées, vis-à-vis du facteur salinité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. – PRÉLEVEMENT ET SÉLECTION DES ÉCHANTILLONS

Parmi un lot d'eaux prélevées entre septembre 1981 et juillet 1982 dans le cadre d'un programme d'étude hydrobiologique de l'estuaire interne de la Loire, 22 échantillons sont sélectionnés pour constituer une gamme d'eaux de salinités comprises entre 1 et 26 ‰ (Fig. 2). Celles-ci avaient été immédiatement filtrées sur filtre Whatman GFC après leur prélèvement puis congelées et stockées à – 25°C dans des flacons en polyéthylène de 250 ml. Leurs salinités respectives avaient été préalablement relevées par la méthode réfractométrique de BENARD (1963).

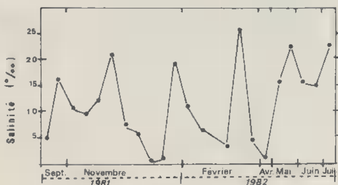


Fig. 2. — Salinité des échantillons d'eau prélevés, de septembre 1981 à juillet 1982, dans l'estuaire interne de la Loire, et servant aux tests.

B. – PROTOCOLE DES TESTS BIOLOGIQUES

Les cellules des deux souches à tester du *S. costatum* sont prélevées sur des cultures en phase exponentielle de croissance, concentrées sur membranes puis lavées avec une eau de mer pauvre (eau méditerranéenne de surface de salinité 30 ‰), puis épuisées de leurs réserves cellulaires avant leur inoculation, par mise en culture sur cette même eau pendant 2 jours (ROBERT et al., 1979). Ces cellules-tests devant ensuite être inoculées sous un volume inférieur ou égal à 1 ml par échantillon d'eau, les densités numériques de chaque inoculum sont préalablement ajustées de manière à ce que la concentration initiale des cultures expérimentales soit de $4{,}5.10^6$ cellules.l^{-1}.

Pour chaque souche, la série des 22 échantillons est décongelée à température ambiante puis 150 ml de chacun d'eux sont versés dans un erlenmeyer

«MARSEILLE»

«BOUIN»

Densité numérique (10^6 cellules.l^-1)

1000
500
1000
500

Salinité (°/oo)

35
30
25
20
15
10
7‰
5

Sept. Novembre Février Av. Mai Juin Ju.

1981 1982

Fig. 3. – Biomasse produite par les souches «Bouin» et «Marseille» du *Skeletonema costatum*, cultivées sur les eaux estuariennes de la Loire de salinité comprise entre 1 ‰ et 26 ‰; la biomasse est estimée par la densité numérique en cellules; la zone hachurée correspond à la gamme de salinités pour lesquelles il y a absence totale de croissance des cellules-tests. Sept. : septembre; Av. : avril; Ju. : juillet.

stérile de 250 ml. La salinité des eaux est mesurée à nouveau après décongélation : les valeurs trouvées sont celles retenues pour l'analyse des résultats.

Les cellules-tests sont inoculées aseptiquement et les cultures expérimentales mises à incuber à 15°C sous un éclairement de 2000 lux à des alternances jour/nuit de 12 h/12 h. La croissance des cultures-tests est suivie par une estimation journalière de la densité numérique en algues, par comptage sur cellule hématimétrique de type Neubauer. L'incubation des cultures est arrêtée quand la quantité de cellules produites a atteint son maximum.

RÉSULTATS (Fig. 3)

Quelle que soit la souche testée, il n'y a pas multiplication des cellules inoculées dans les eaux de salinité inférieure à environ 7 ‰. Il est toutefois à noter que dans le cas de la souche «Marseille», il se produit une légère croissance de la population à une salinité de 7,2 ‰, conduisant au bout de 10 jours d'incubation à une densité numérique maximale de 11.10^6 cellules.l^{-1}, soit le double de la concentration initiale en cellules.

Dans les échantillons d'eau de salinité supérieure à 7 ‰, on observe le plus souvent une croissance des algues. Les densités numériques estimées pour une même eau sont alors globalement plus élevées avec la souche «Bouin» qu'avec la souche «Marseille» : elles sont comprises entre 67.10^6 et $1\ 127.10^6$ cellules.l^{-1} pour la première, entre 100.10^6 et $1\ 051.10^6$ cellules.l^{-1} pour la seconde. Dans l'eau de salinité égale à 21 ‰, la quantité de cellules produites est à son maximum dans les deux cas.

DISCUSSION

A. — IMPORTANCE DU FACTEUR SALINITÉ

La salinité apparaît donc comme l'élément primordial pouvant limiter la croissance de la multiplication du *S. costatum* lors du passage des eaux marines à des eaux plus saumâtres, dans l'estuaire interne de la Loire. Toutefois, cette influence ne peut être confirmée qu'après avoir vérifié si la richesse nutritive des eaux testées est suffisante pour permettre la croissance de cette Diatomée (Tableau 1).

Pour les 8 échantillons d'eau de salinité égale ou inférieure à 7 ‰, les quantités en éléments biogènes azote, phosphore et silicium, sont telles qu'elles ne peuvent pas limiter la croissance de l'algue. Cette salinité peut donc être considérée comme proche d'une valeur-seuil en deçà de laquelle les cellules ne peuvent pas se multiplier. Dans le cas de 5 échantillons d'eau de salinité supérieure à

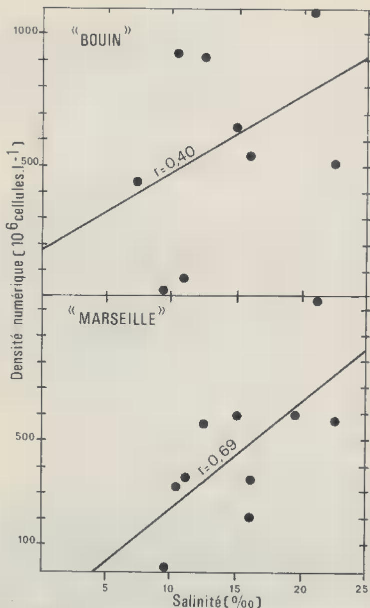


Fig. 4. — Diagrammes de dispersion de la densité numérique par rapport à la salinité pour les échantillons d'eau dont l'indice halin est supérieur à 7 ‰ et sur lesquels la croissance des cellules des souches «Bouin» et «Marseille» du *Skeletonema costatum* ne peut être limitée par les éléments biogènes azote, phosphore et silicium.

7 ‰, l'absence de croissance dans les cultures peut être en revanche expliquée par des teneurs faibles en azote et/ou en phosphore.

Référence	S ‰	Σ N µM	P-PO4 µM	Si-SiO3 µM
	< 7 ‰			
S_1	5,0	149,1	1,48	62,8
N_1	6,2	182,5	2,19	68,3
N_2	1,0	236,5	3,05	130,0
N_3	2,5	241,5	0,77	229,3
F_1	7,0	72,3	1,03	146,3
F_2	5,0	67,7	2,91	107,8
F_3	2,0	178,5	0,95	120,2
F_4	4,5	70,0	1,51	132,0
	> 7 ‰			
S_2	16,0	17,9	1,16	91,8
N_4	9,5	180,0	0,52	91,5
F_5	11,0	64,4	1,79	91,5
J_1	15,5	16,0	1,06	19,0
J^t_1	22,5	17,0	1,07	12,7

Tab. 1. — Teneurs en azote ($\Sigma N = N\text{-}NH_4 + NO_2 + NO_3$), phosphore ($P\text{-}PO_4$) et silicium ($Si\text{-}SiO_3$) des eaux de salinité inférieure à 7 ‰ sur lesquelles la croissance des deux souches du *Skeletonema costatum* est nulle, ainsi que sur des eaux de salinité supérieure à 7 ‰ pour lesquelles la croissance observée est exceptionnellement faible, comparée à celle obtenue pour des eaux de salinités équivalentes.

Ne considérant donc que les échantillons d'eau de salinité comprise entre 9,5 et 22,5 ‰ et riches en éléments nutritifs, si on trace le diagramme de dispersion de la biomasse produite *in vitro* par rapport à l'indice halin de chaque type d'eau, on constate une relation directe entre biomasse et salinité, surtout pour la souche «Marseille» (Fig. 4). Cette dernière apparaît donc plus sensible aux variations halines que la souche «Bouin» isolée d'une aire proche de l'estuaire de la Loire. De plus, bien que le seuil de signification des coefficients de corrélation calculés soit faible, on peut noter que la plasticité de la souche «Bouin» vis-à-vis des salinités basses apparaît plus importante que celle observée pour la souche «Marseille» : l'ordonnée à l'origine de la droite de régression théorique est en effet de $+ 175.10^6$ cellules.l^{-1} pour la première et de $- 183$.

10^6 cellules.l^{-1} pour la seconde (Fig. 4). Cette différence observée entre les deux souches peut s'interpréter par des différences génétiques liées au lieu d'isolement de chacune d'elles, ainsi qu'à des évolutions biochimiques consécutives à leur entretien, comme MURPHY (1978) l'a déjà noté sur 25 cultures clonales de cette même espèce.

B. – SEUIL HALIN DE TOLÉRANCE

Quelle que soit la souche testée, la méthode utilisée permet de confirmer le caractère euryhalin de l'espèce *S. costatum*, comme l'ont déjà signalé DROOP (1958), CURL et MCLEOD (1961) et NAKANISHI et MONSI (1965). Toutefois, la valeur-seuil au-dessous de laquelle la multiplication des cellules-tests ne peut se faire, apparaît nettement supérieure à celle déterminée par d'autres auteurs (Tab. 2) : 7 ‰ environ, contre 2 ‰ pour PAASCHE (1975) et 5 ‰ pour CURL et MCLEOD (1961). QASIM et al. (1972) mentionnent la présence du *S. costatum* dans des eaux de salinité inférieure ou égale à 0,5 ‰. Toutefois, dans ce dernier cas, on ne peut pas préciser qu'il s'agit d'un seuil halin de tolérance étant donné que l'état physiologique des cellules n'a pas été testé. Dans le secteur oligohalin de l'estuaire de la Loire, nous avons nous-même observé l'apport abondant du *S. costatum* avec le flot, jusque dans des eaux de salinité 0,8 ‰ : nous ne pouvons pas pour autant en conclure la multiplication possible des cellules pour une telle salinité.

Gamme de salinité ‰ : optimum (opt) et/ou minimum (mini)	Provenance de la souche et/ou origine de l'eau testée	Auteurs
0 à 30 ‰	Cochin Backwater (Inde)	QASIM et al. (1972)
2 à 40 ‰ (mini : 2 ‰)	Fjord norvégien et Mer Baltique	PAASCHE (1975)
3,5 ‰ (mini)	Mer Baltique	LEVANDER (1947) in PAASCHE (1975)
5 à 45 ‰ (opt : 20 ‰)	Vineyard Sound (Etats-Unis)	CURL et Mc LEOD (1961)
18 ‰ (opt)	Tokyo Bay (Japon)	NAKANISHI et MONSI (1965)

Tab. 2. – Valeurs de la salinité pour lesquelles différents auteurs ont observé la présence ou la croissance du *Skeletonema costatum* dans différentes localités du monde.

La valeur élevée du seuil halin inférieur de tolérance obtenue par la méthode des tests biologiques, nous ■ amenés à nous interroger sur la méthodologie adoptée. Aussi, nous avons décidé de vérifier si la salinité de l'eau d'appauvrissement des cellules-tests pouvait influer sur la croissance des cultures expérimentales conduites sur des eaux de salinités très différentes. Deux types d'appauvrissement sont donc réalisés : l'un à 30 ‰ et l'autre à 10 ‰, dans des conditions identiques à celles exposées précédemment. Les cellules de la souche «Bouin» sont ensuite inoculées selon le protocole déjà décrit, dans 4 échantillons d'eau de l'estuaire, choisis pour leurs concentrations en éléments nutritifs non limitantes et de salinité 4 ‰, 8 ‰, 11 ‰ et 25 ‰ (Tab. 3). Les résultats obtenus montrent tout d'abord qu'au-dessous d'une salinité de 8 ‰, la croissance des cellules-tests n'est pas possible, quelle que soit la souche. De plus, la biomasse maximale produite dans les cultures s'étant effectivement développées, atteint un niveau identique, quelle que soit la salinité de l'eau d'appauvrissement. En outre, la vitesse de croissance des cellules apparaît plus importante quand les cultures ont été incubées dans une eau à 25 ‰ que dans une eau à 11 ‰. De cette nouvelle série d'expériences, le caractère euryhalin de l'espèce est confirmé; celle-ci présente la faculté de s'adapter rapidement à de très brusques variations de salinité, qu'elles soit positives (de 10 ‰ à 25 ‰) ou négatives (de 30 ‰ à 11 ‰).

Echantillon	1 (S ‰ = 4)		2 (S ‰ = 8)		3 (S ‰ = 11)		4 (S ‰ = 25)	
Salinité à l'appauvrissement	10 ‰	30 ‰	10 ‰	30 ‰	10 ‰	30 ‰	10 ‰	30 ‰
Nombre de cellules produites ($10^6.l^{-1}$)	0,0	0,0	0,0	0,0	1 584,4	1 956,1	1 396,6	1 186,6
Durée (jours)	10	10	10	10	14	15	8	7

Tab. 3. — Biomasse produite par le *Skeletonema costatum* (souche «Bouin») mis en culture dans quatre eaux de salinité croissante (eaux 1 à 4) après appauvrissement des cellules dans une eau de mer de Méditerranée, soit à une salinité de 10 ‰, soit de 30 ‰. La biomasse est estimée par la densité numérique en cellules.

CONCLUSION

La méthode des tests biologiques, pratiquée sur des échantillons d'eaux naturelles de salinités variées, permet de confirmer le caractère euryhalin de l'espèce *S. costatum* : une croissance de l'algue est en effet observée entre 7 et 8 ‰ et 26 ‰. Elle permet en outre de définir, compte-tenu de la composition ionique de chaque eau, la limite haline au-dessous de laquelle la croissance des cellules n'est pas possible : 8 ‰ environ, valeur seuil identique quelle que soit la souche testée. L'analyse quantitative de cellules de cette diatomée, observée dans des

eaux estuariennes de salinité inférieure à la valeur seuil, devrait donc être complétée par l'analyse biochimique des populations afin de vérifier leur état physiologique. En effet, la présence du *S. costatum* dans une eau de salinité faible ne signifie pas pour autant qu'il puisse s'y multiplier.

La souche «Bouin» isolée d'une aire proche de l'estuaire de la Loire apparaît beaucoup plus indiférente aux variations de la salinité que la souche «Marseille» issue d'une zone géographique très éloignée. En conséquence, il serait préférable d'utiliser le *S. costatum* «Bouin» dans tout test biologique effectué sur les eaux marines et saumâtres du littoral ouest atlantique français, si cette espèce devait être retenue.

RÉFÉRENCES

BENARD, L., 1963 – Détermination rapide de la salinité des milieux marins par réfractométrie. *Arch. Zool. exp. gén.* 102 : 7-13.

CURL, H. Jr. et MCLEOD, G.C., 1961 – The physiological ecology of a marine Diatom, *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J. mar. Res.* 19 : 70-88.

DESIKACHARY, T.V. et RAO, V.N.R., 1972 – Salinity and Diatoms. *J. mar. biol. Ass. India* 14 : 524-538.

DROOP, M.R., 1958 – Optimum relative and actual ionic concentrations for growth of some euryhaline algae. *Verh. internat. Ver. Limnol.* 13 : 722-730.

MURPHY, L.S., 1978 – Biochemical taxonomy of marine phytoplankton by electrophoresis of enzymes. II. Loss of heterozygosity in clonal cultures of the Centric Diatoms *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira pseudonana*. *J. Phycol.* 14 : 247-250.

NAKANISHI, M. et MONSI, M., 1965 – Effect of variation in salinity on photosynthesis of phytoplankton growing in estuaries. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ.* 9 : 19-42.

PAASCHE, E., 1975 – The influence of salinity on the growth of some plankton diatoms from brackish water. *Norw. J. Bot.* 22 : 209-215.

QASIM, S.Z., BHATTATHIRI, P.M.A. et DEVASSY, V.P., 1972 – The influence of salinity on the rate of photosynthesis and abundance of some tropical phytoplankton. *Mar. Biol.* 12 : 200-206.

ROBERT, J.M., MAESTRINI, S.Y., BAGES, M., DRENO, J.P. et GONZALES-RODRIGUEZ, E., 1979 – Estimation, au moyen de tests biologiques, de la fertilité pour trois diatomées des eaux des claires à huîtres de Vendée. *Oceanol. Acta* 3 : 275-286.

Marie LEMOINE (1887-1984)

Françoise ARDRÉ* et Jacqueline CABIOCH**



Marie LEMOINE (née Marie DUJARDIN-BEAUMETZ) s'est éteinte le 29 décembre 1984, jour anniversaire de ses 97 ans, à Paris où elle était née.

La plus jeune des trois filles de François DUJARDIN-BEAUMETZ, ingénieur, Marie-Flore-Eugénie trouve dans sa famille une ambiance favorable à ses aspirations intellectuelles; de sa mère (née Aimée ALLOVON) en particulier, avec

* Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris.

** Station marine, 29211 Roscoff, France.

laquelle elle herborisait dans la région parisienne et dans l'Aude, elle hérite le goût des Sciences Naturelles.

Après des études secondaires au Lycée Molière à Paris (1898-1904) elle prépare une Licence de Sciences Naturelles à la Sorbonne et, fait rarissime pour une femme à cette époque, obtient la Licence ès Sciences Naturelles (certificats de Botanique, de Géologie et de Zoologie) le 31 juillet 1907.

Son initiation à la Biologie Marine, qui remonte à 1906, est immortalisée par une carte postale fameuse où on reconnaît, dans la salle de travaux pratiques, encore utilisée actuellement, du Laboratoire de Roscoff, Marie DUJARDIN-BEAUMETZ, jeune étudiante, et son fiancé Paul LEMOINE.

Le 1er Août 1907, elle épouse à Paris Paul LEMOINE, jeune géologue plein d'avenir, fils de Georges LEMOINE, chimiste, membre de l'Institut. De cette union naîtront trois enfants : Jean, industriel (1908-1973), Renée (1912) et Jacques, médecin (1914).

Bien que mariée et mère de famille, elle entreprend des recherches et prépare, au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, sous la direction du Professeur Louis MANGIN, une thèse de Doctorat. A l'instigation de son mari, elle n'hésite pas à se consacrer à un groupe d'Algues délaissées et d'étude particulièrement ardue, celui des Corallinacées, ou Mélobésiées comme on les nommait alors. Si elle trouve en HARIOT un guide pour déterminer les Algues autres que les Corallinacées, c'est dans une totale indépendance, pour ne pas dire un total isolement, qu'elle doit étudier ce groupe difficile. Dans les travaux des grands spécialistes d'alors, ROSANOFF, puis FOSLIE et HEYDRICH, les caractères anatomiques des espèces ne sont pas employés à des fins systématiques. Marie LEMOINE, au contraire, est convaincue de leur intérêt primordial pour distinguer les genres et les espèces. De plus, alors que l'anatomie des Corallinacées avait été essentiellement étudiée sur des coupes de matériel calcifié, elle démontre l'intérêt et la nécessité de leur étude après décalcification, et met au point des techniques nouvelles qui, par la suite, ont fait école. Les buts qu'elle s'était fixés, «faire un essai de classification basée uniquement sur la structure anatomique, essai d'autant plus intéressant que la classification basée sur les organes reproducteurs est ... souvent inutilisable» (LEMOINE, 1911), et appliquer aux formes fossiles les caractères distinctifs structuraux fournis par les Corallinacées actuelles, sont brillamment atteints quand elle soutient sa thèse le 3 mars 1911. En 1912, elle est lauréate de l'Institut (Académie des Sciences), prix MONTAGNE, pour son travail de thèse.

Dès cette période, Marie LEMOINE est reconnue mondialement comme la spécialiste des Corallinacées. Désormais sa carrière, totalement désintéressée, se déroule au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum : elle est stagiaire en 1916, attachée en 1936, correspondante en 1941, et associée depuis janvier 1951. Entre temps elle a été nommée officier d'Académie (1925).

Elle ne peut s'éloigner que rarement de sa famille pour faire des récoltes sur le terrain dans les différents Laboratoires maritimes de France. Le matériel ne

lui manque pourtant pas. Elle dispose déjà au Muséum de riches collections; en outre, très rapidement, on lui confie de plus en plus, un abondant matériel d'expéditions proches ou lointaines, et la liste de ses publications témoigne de la vision mondiale qu'elle réussit ainsi à acquérir de l'ensemble des Corallinacées.

Au début de la deuxième guerre mondiale – à laquelle leurs deux fils participent courageusement comme combattants – Paul LEMOINE, Professeur de Géologie au Muséum à partir de 1920, puis Directeur de cet établissement de 1932 à 1936, s'éteint prématurément à Paris, après quelques mois d'une cruelle maladie, le 14 mars 1940, à l'âge de 62 ans. Marie LEMOINE fut la digne compagne et la précieuse collaboratrice de cet homme remarquable qui restera dans les mémoires comme le créateur, entre autres, du Parc Zoologique de Vincennes.

Marie LEMOINE se retire alors avec une partie de sa famille dans la propriété familiale, à la Bezole (Aude). Durant cette longue période, où elle est tout d'abord confrontée aux difficiles problèmes créés par l'occupation allemande, elle va assumer pendant plus de vingt ans la gestion de ce vaste domaine. Malgré ses charges et l'éloignement apparent de tout problème scientifique, son activité intellectuelle reste intense. En particulier, elle se voit confier par Jean FELDMANN la lourde tâche de réactualiser et d'illustrer le manuscrit consacré aux Corallinacées de France et d'Afrique du Nord que Gontran HAMEL n'avait pu achever avant sa fin tragique en août 1944.

A partir de 1962, elle revient à Paris et, désirant conserver et son indépendance et son activité scientifique, elle choisit un appartement proche du Muséum. Marie LEMOINE n'ayant jamais accepté la moindre rétribution, il était logique qu'elle n'envisage pas un instant qu'à 75 ans elle puisse prendre une retraite désœuvrée. Elle vient donc régulièrement tous les après-midi au Laboratoire, et ce n'est qu'à la fin de 1983 que l'arthrose dont elle souffrait depuis longtemps l'oblige à renoncer au trajet de son appartement au Muséum. Durant toutes ces années, on la trouve toujours disponible. Elle reçoit les chercheurs qui sollicitent ses conseils, les fait bénéficier de sa longue expérience, de sa mémoire infaillible, n'hésitant pas à passer de longues heures pour déterminer leur matériel. Par son abord simple et direct elle arrivait à faire ignorer totalement son grand âge qui aurait pu impressionner ses interlocuteurs.

Chaque été elle retrouvait en famille le château de La Bezole et la nature qu'elle connaissait si bien. Ce château, déjà connu au 12ème siècle, appartint jadis à une famille cathare; souvent remanié depuis, il est loin d'être sévère, et l'accueil si chaleureux et si simple de son hôtesse en accentuait le charme. Marie LEMOINE aimait les longues promenades dans la campagne avec sa famille et les chiens de la maison. Dans la liste des publications donnée cidessous, ne figure pas son «unique essai littéraire animalier» comme elle le désignait malicieusement, qui s'intitule «Miquette, ma chienne» (1971). Dans ce fascicule, qui enchanta ceux qui eurent le privilège de le lire, on retrouve les qualités de son auteur : finesse de l'observation, concision, sensibilité, écoute attentive de la nature.

L'œuvre scientifique de Marie LEMOINE restera imprimée au tout premier plan dans la connaissance des Corallinacées. Fruit d'une longue et constante ténacité, d'une minutie remarquable, elle eut pour conséquences non seulement une action démystificatrice à l'égard de ces Végétaux «pierreux», mais surtout une forte impulsion donnée à des travaux qui se poursuivent actuellement de par le Monde.

Si Marie LEMOINE ne fut pas la première à chercher à connaître la structure anatomique de ces Algues, c'est à elle que revient le mérite tout à fait original : 1) d'avoir cherché à ne pas se confiner à l'approximation que donne inévitablement l'observation des seules lames minces calcifiées; elle a tenté, en éliminant le calcaire, d'atteindre une connaissance de ces Algues équivalente à celle des autres Algues rouges; 2) de tenter non plus une approche taxinomique et inévitablement statique du groupe, mais de faire ressortir les caractères généraux de l'anatomie, afin de proposer les grandes lignes d'une classification plus naturelle que ne le permettaient à l'époque les données fournies par les phénomènes reproducteurs souvent rares chez ces Algues.

Ainsi se trouvait amorcée une longue suite de travaux qui devaient mener, avec le progrès des moyens d'étude, aux recherches actuelles de morphogenèse et de cytophysiologie — l'anatomie n'étant en fait que la résultante de la combinaison de phénomènes morphogénétiques et de comportement cellulaire.

Si des remaniements systématiques sont intervenus à plusieurs reprises (certains du fait même de la progression des travaux de l'auteur) et interviendront encore, on doit reconnaître à Marie LEMOINE le mérite de nous avoir laissé d'une manière extrêmement subtile (réflexions, sous-entendus ...) des idées qui poursuivent actuellement leur chemin dans les méandres de la Systématique. Ainsi, dès 1911, laissait-elle entendre que des ressemblances anatomiques remarquables existaient entre les formes encroûtantes et branchues, et les formes articulées, les unes et les autres alors arbitrairement regroupées pour des raisons de commodité en deux sous-familles, et que ses ressemblances pourraient laisser supposer des parentés phylogénétiques.

Elle fit également ressortir la possibilité de variations spécifiques en fonction de la distribution géographique, ainsi que la nécessité d'examiner un grand nombre d'échantillons avant de penser connaître une espèce.

Bien que Marie LEMOINE ait essentiellement consacré les vingt dernières années de sa vie à l'étude des Algues fossiles par la méthode inévitablement traditionnelle et ancienne des lames minces, elle n'en a pas perdu pour autant le sens de l'écologie et du terrain. Il est tout à fait remarquable et étonnant de voir combien, rivée à son microscope, à son travail extrêmement minutieux et rigoureux de fichier et de bibliographie, elle n'a jamais perdu de vue, comme le font malheureusement encore beaucoup d'auteurs, que les espèces n'étaient que des maillons d'un écosystème qu'elle parvenait, de son austère pièce de travail du Muséum, à imaginer et à faire revivre — ce qui donne une idée de sa vocation fondamentale de naturaliste qui ne s'est jamais altérée au cours de sa longue vie.

Marie LEMOINE attendait la mort sans crainte, et sans impatience. Quand il lui arrivait d'en parler, c'était avec simplicité, comme d'un voyage. Son grand souci était de tout laisser en ordre derrière elle.

Nous perdons en Marie LEMOINE une vraie naturaliste et, pour nombre d'entre nous, une amie. La fin d'une si longue vie, toute marquée jusqu'au bout par une activité constante, par l'amour de la nature, est moins désolante par ce sentiment de plénitude qu'elle nous laisse. Et, à côté de la tristesse de la perte, s'installe en nous la beauté d'une vie accomplie, d'un exemple possible. C'est ce qu'il y a de vivifiant pour nous dans l'héritage que nous a laissé cette grande dame.

Marie LEMOINE a été, à des titres divers, membre active de plusieurs Sociétés Savantes :

Société de Biogéographie — 1924-1927 : trésorière; 1928-1930 et 1935-1937 : membre du Conseil; 1940 : Secrétaire Générale.

Société Botanique de France — 1924-1927 : membre du Conseil; 1925 : Vice-Présidente.

Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg — 1925 : membre correspondante.

Association française pour l'avancement des Sciences (A.F.A.S.) — 1930-1932 et 1933-1936 : membre du Conseil; 1934 : déléguée par la Société Botanique de France au Congrès de Rabat.

LISTE DES PUBLICATIONS

1909 - Sur la distinction anatomique des genres *Lithothamnion* et *Lithophyllum*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 148 : 435-438.

1909 - Répartition du *Lithothamnium calcareum* (maërl) et de ses variétés dans la région de Concarneau. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 15 : 552-554.

1910 - Essai de classification des Mélobésiées basée sur la structure anatomique. *Bull. Soc. Bot. France* 57 : 323-331, 367-372.

1910 - Répartition et mode de vie du maërl *(Lithothamnium calcareum)* aux environs de Concarneau (Finistère). *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 1 : 1-30, pl. 1.

1911 - Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 2 : 1-125, pl. 1-5.

1911 - Le rôle des algues dans la formation des dépôts calcaires. *Rev. Gén. Sci. Pures Appl.* 22 : 645-650.

1912 - Catalogue des Mélobésiées de l'Herbier Thuret (Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris). *Bull. Soc. Bot. France* 58 : LI-LXV.

1912 - (en collaboration avec M. MOURET). Sur une algue nouvelle pour la France (*Peyssonnelia polymorpha* (Zan.) Schmitz). *Bull. Soc. Bot. France* 59 : 356-360.

1912 - L'envahissement progressif d'une algue sur le littoral français. *Bull. Soc. Géogr. La Géographie* 26 : 37-39.

1912 - Sur les caractères généraux des genres de Mélobésiées arctiques et antarctiques. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 154 : 781-783.

1912 - Algues calcaires (Mélobésiées) recueillies par l'Expédition Charcot, 1908-1910. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 154 : 1432-1434.

1913 - Mélobésiées. Révision des Mélobésiées antarctiques. *In* : Deuxième Expédition antarctique française (1908-1910) commandée par le Dr. Jean Charcot. Sciences Naturelles : Documents Scientifiques. Paris : Masson. Pp. 1-67, pl. 1-2.

1913 - Mélobésiées de l'Ouest de l'Irlande (Clew Bay). *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.* 5e sér., 5 : 121-145.

1913 - Quelques expériences sur la croissance des algues marines à Roscoff (note préliminaire). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco* 277 : 1-19.

1915 - Calcareous algae. *In* : Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-10 to the Mediterranean and adjacent seas, Vol. 2, Biology. Copenhagen. Pp. 1-30, 1 pl.

1915 - Melobesiae. *In* : A.D. COTTON, Cryptogams from the Falklands Islands. *J. Linn. Soc., Bot.* 43 : 193-200, pl. 9-10.

1917 - Melobesiae. *In* : British antarctic («Terra-Nova») Expedition, 1910, Natural History report, Botany 2. London. Pp. 23-27.

1917 - Sur quelques Corallinacées trouvées dans un calcaire de formation actuelle de l'Océan Indien. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 23 : 130-132.

1917 - Les Mélobésiées des Antilles Danoises récoltées par M. Boergesen. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 23 : 133-136.

1917 - Melobesiae. *In* : F. BOERGESEN, The marine algae of the Danish West Indies, Vol. 2, Rhodophyceae. *Dansk Bot. Ark.* 3 (1) : 147-182.

1918 - Sur quelques Mélobésiées des Comores envoyées au Muséum par M.H. Poisson. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 24 : 88-89.

1918 - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles. I - Généralités sur la structure des Corallinacées. II - État actuel de nos connaissances sur les Corallinacées fossiles. III - Corallinacées fossiles de la Martinique. IV - Sur la présence du *Lithophyllum amphiroaeformis* dans l'Albien de Vinport (Landes). *Bull. Soc. Géol. France* 4e sér., 17 : 233-283.

1920 - Les Mélobésiées. *In* : Botanisches Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907-1909. *Kungl. Svenska Vetenskapad. Handl.* 61 (4) : 1-17, pl. 1.

1920 - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles. V - Les Corallinacées du Pliocène et du Quaternaire de Calabre et de Sicile recueillies par M. Gignoux. *Bull. Soc. Géol. France* 4e sér., «1919» 1920, 19 : 101-114, pl. 3.

1921 - Algues calcaires recueillies par A. et L. Joleaud, et Catalogue des Mélobésiées des côtes françaises de la Méditerranée. *Bull. Soc. Linn. Provence* «1914-1919» 1921, 3 : 5-14.

1923 - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles. VI - Les Mélobésiées du Calcaire pisolithique du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France* 4e sér., 23 : 62-69, pl. 6.

1923 - Sur la présence de plages à *Lithothamnium* à 18 m au-dessus du niveau actuel de la mer. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 29 : 181-182.

1923 - Mélobésiées recueillies à Rockall par la Croisière Charcot en 1921. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 29 : 405-406.

1923 - Répartition des algues calcaires dans la Manche occidentale d'après les dragages du Pourquoi-Pas ? *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 29 : 462-469.

1923 - Melobesiae. *In* : The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island. ed.

by Dr. Carl SKOTTSBERG, Vol. 2 «1920» 1923. Uppsala. Pp. 285-290.

1924 - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles. VII - Mélobésiées miocènes recueillies par M. Bourcart en Albanie. *Bull. Soc. Géol. France* 4e sér. «1923» 1924, 23 : 275-283.

1924 - Étude de quelques *Nullipora* de Millet et Michelin. *Compt. Rend. Congrès Soc. Savantes 1923, Sciences* : 178-185.

1924 - Sur la répartition des algues calcaires (Corallinacées) en profondeur en Méditerranée. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 179 : 201-203.

1924 - Corallinacées recueillies par dragages en Méditerranée (Croisière du Pourquoi-Pas ? en 1923). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 30 : 402-405.

1924 - Melobesiae. *In* : Plants from Beata Island, St. Domingo, collected by C.H. OSTENFELD (Botan. results of the Dana Expedition 1921-1922, n° 1). *Dansk Bot. Ark.* 4 (7) : 36.

1924 - Corallinacées du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc* 4 : 113-134, pl. 3-4.

1925 - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles. VIII - Mélobésiées de l'Aptien et de l'Albien. *Bull. Soc. Géol. France* 4e sér., 25 : 3-10, pl. 1.

1925 - Histoire d'une invasion de chenilles processionnaires. *Feuille Naturalistes*, n.s. 11 : 9-11.

1925 - Le *Polygonatum multiflorum* (All.) var. *bracteata* Thomas dans la forêt de Carnelles (S. et O.). *Feuille Naturalistes*, n.s. 18 : 121-122.

1926 - Révision des Mélobésiées tertiaires d'Italie décrites par M. Capeder. *Compt. Rend. Congrès Soc. Savantes 1925, Sciences* : 241-259.

1926 - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles. IX - Sur l'existence d'un récif à algues dans le calcaire pisolithique de Vigny (S. et O.). *Bull. Soc. Géol. France* 4e sér., 26 : 213-216, pl. 13.

1926 - (en collaboration avec G. DELÉPINE). Découverte du genre *Solenopora* dans le Jurassique de France. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 182 : 798-800.

1927 - Étude des Mélobésiées tertiaires d'Algérie. *Assoc. Franç. Avancem. Sci., Congrès de Constantine 1927* : 194-196.

1927 - Calcareous algae. Expedition arctique canadienne. Mélobésiées. Report on the Canadian arctic Expedition 1913-1916, 4, Botany, part B. Ottawa. P. 17.

1927 - Corallinacées du Maroc, II. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc* 6 : 106-108.

1927 - Les Mélobésiées de la craie de Maestricht. *Compt. Rend. Congrès Soc. Savantes 1926, Sciences* : 116-120.

1927 - Les algues calcaires (Corallinacées) des Galapagos. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 30 : 71-75.

1928 - Sur quelques algues calcaires du Nummulitique de la Haute-Savoie. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* «1927» 1928, 33 : 545-551.

1928 - Les *Solenopora* du Jurassique de France. *Bull. Soc. Géol. France* 4e sér., 27 : 405-417, pl. 21-22.

1928 - Corallinacées fossiles de Catalogne et de Valence recueillies par M. l'abbé Bataller. *Butl. Inst. Catalan Hist. Nat.* 2e sér., 8 : 92-107.

1928 - Un nouveau genre de Mélobésiées : *Mesophyllum*. *Bull. Soc. Bot. France* 75 : 251-254.

1929 - Les algues calcaires (Mélobésiées) des Canaries, leurs affinités. *Assoc. Franç. Avancem. Sci., Congrès de La Rochelle 1928* : 658-662.

1929 - Melobesiae. *In* : F. BOERGESEN, Marine algae from the Canary Islands. *Biol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* 8 (1) : 19-68, pl. 1-4.

1929 - Sur la présence du *Lithophyllum orbiculatum* Fosl. dans la Manche et son attribution au genre *Pseudolithophyllum. Rev. Algol.* [redacted] : 1-6, pl. 1.

1930 - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles. X - Les Mélobésiées recueillies par M. Viennot dans le Miocène de la province de Grenade. *Bull. Soc. Geol. France* 4e sér. «1929» 1930, 29 : 262-272, pl. 24.

1930 - Les Corallinacées de l'Archipel des Galapagos et du Golfe de Panama. *Arch. Mus. Natl. Hist. Nat.* 6e sér. «1929» 1930, 4 : 37-88, pl. 1-4.

1930 - Algues. *In* : O. KUHN, Das Danien der Aüsseren Klippenzone bei Wein. *Geol. u. Palaeontol. Abhand.* 17 (5) : 42-49.

1931 - Melobesiae. *In* : O.C. SCHMIDT, Die marine Vegetation der Azoren. *Biblioth. Bot.* 102 : 61-64.

1931 - Sur l'existence dans la Manche d'une Mélobésiée méditerranéenne *(Lithophyllum (?) notarisii* Duf.). *Rev. Algol.* 6 : 81-85.

1931 - Les Mélobésiées de la région de St. Servan. *In* : Travaux cryptogamiques dédiés à L. MANGIN. Paris. Pp. 205-218.

1931 - Les algues Mélobésiées de la région de St. Servan. *Bull. Lab. marit. Mus. Hist. Nat. St Servan* 7 : 1-21, pl. 1-2.

1933 - (Note). *In* : A. LACROIX, La constitution lithologique de Nosy Mitsio (Nord de Madagascar). *Bull. Soc. Géol. France*, n.s. 5e sér., 3 : 123-124.

1934 - Algues calcaires de la famille des Corallinacées recueilies dans les Carpathes occidentales par M.D. Andrusov. *Vestn. Stat. Geolog. Ustavu Csl. Rep.* 9 : 269-289.

1934 - (en collaboration avec L. MENGAUD). Algues calcaires de l'Éocène de la province de Santander (Espagne). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 76 : 171-180.

1935 - Algues. *In* : M. CHEVALIER, Les Iles du Cap Vert. *Rev. Bot. appl.* 15 : 777, 1071.

1937 - Les algues calcaires du Calcaire pisolithique, leurs enseignements stratigraphiques. *Bull. Soc. Géol. France*, n.s. 5e sér., 7 : 287-288.

1938 - Les Nullipores (Algues calcaires). I. Espèces actuelles. *In* : Révision des collections H. Michelin et G. Ranson, publiée sous la Direction de MM. le Professeur L. GERMAIN et G. RANSON. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 2e sér., 10 : 305-307.

1938 - Les Corallinacées du sondage des Abatilles près d'Arcachon. *Compt. Rend. Sommaire Soc. Géol. France* 7 : 123-124.

1939 - Stations nouvelles d'espèces rares de Mélobésiées en Méditerranée. *Rev. Algol.* 11 : 341-346.

1939 - Les algues calcaires fossiles de l'Algérie. (Matériaux pour la carte géologique de l'Algérie. 1ère sér. Paléontologie n° 9). Mâcon. 131 p., 3 pl.

1939 - Les algues calcaires de la [redacted] néritique. *Compt. Rend. Sommaire Soc. Biogéogr.* 137 : 67-72.

1940 - Les algues calcaires de la zone néritique. *In* : Contribution à l'étude de la répartition actuelle et passée des organismes dans la zone néritique. *Soc. Biogéogr.* vol. hors sér. 7 : Pp. 75-138.

1953 - Report on the calcareous algae. *In* : H.L. MOVIUS Jr., Curran Point, Larne County Antrim : The type site of the Irish mesolithic, Appendix 5. *Proc. Roy. Irish Acad.* 56, sect. C : 166-168.

1953 - (en collaboration avec G. HAMEL). Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Natl. Hist. Nat.* 7e sér. «1952» 1953, 1 : 16-136, pl. 1-23.

1954 - Corallinaceae. *In* : F. BOERGESEN; Some marine algae from Mauritius. *Bol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* 22 (4) : 12-15.

1957 - Algues calcaires des fonds coralligènes du Cap Carbon. *In* : Résultats des campagnes

du «Professeur Lacaze Duthiers». *Vie et Milieu* sér. A, vol. 2, suppl. 6 : 235-236.

1958 - Sur l'attribution du *Distichoplax biserialis* (Dietrich) Pia aux Ptérobranches (*Rhabdopleura*). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 246 : 2145-2146.

1960 - Comparaison de *Distichoplax biserialis* et des *Rhabdopleura* fossiles et actuels. *Rev. Micropaléontol.* 3 : 95-102, pl. 1-2.

1961 - Localités nouvelles de *Pseudolothophyllum orbiculatum* (Fosl.) Lem. *Bull. Soc. Phycol. France* «1960» 1961, 6 : 10.

1961 - Une Squamariacée frutescente : *Peyssonnelia frutescens* nov. sp. *Rev. Algol.* n. s. «1960» 1961, 5 : 173-179, pl. 16-17.

1962 - Un type nouveau dans la famille des Squamariacées : *Peyssonnelia frutescens* nov. sp. *Bull. Soc. Phycol. France* «1961» 1962, 7 : 7.

1962 - Remarques sur la reproduction sexuée des *Archaeolithothamnium*. *Bull. Soc. Phycol. France* «1961» 1962, 7 : 8-9.

1963 - Étude d'une algue fossile mélobésiée du Crétacé supérieur des Corbières. *Bull. Soc. Études Sci. Aude* «1961» 1963, 62 : 234-237.

1963 - Contribution à l'étude des Mélobésiées de l'Archipel du Cap Vert. *Proc. 4th Int. Seaweed Symposium* (Biarritz, 1961). Pergamon Press : Oxford, London, N.-Y., Paris. Pp. 234-239.

1965 - Algues calcaires (Mélobésiées) recueillies par le Professeur P. Drach (Croisière de la Calypso en Mer Rouge, 1952). *Bull. Inst. Océanogr.* Monaco 64, n° 1331 : 1-20.

1965 - *Pseudolithophyllum expansum* (Philippi) Lemoine existe-t-il dans la Manche ? *Rev. Algol.* n.s., 8 : 46-49.

1966 - Un nouveau genre d'algue du Crétacé inférieur : *Agardhiellopsis* nov. gen. *Rev. Micropaléontol.* 8 : 203-210, pl. 1.

1966 - Algues calcaires recueillies dans la mer Rouge, en particulier dans le Golfe d'Eilat. *In* : Contributions to the knowledge of the Red Sea, n° 33. *Sea Fish Res. Sta. Haïfa Bull.* 42 : 3-27, pl. 1.

1967 - (en collaboration avec J. EMBERGER). *Kymalithon*, nouveau genre de Mélobésiée de l'Aptien supérieur et considérations sur l'âge du faciès à Mélobésiées dit «Faciès de Vimport». *Actes Soc. Linn. Bordeaux* sér. B, 104 : 3-14, pl. 1.

1970 - Sur un processus d'endophytisme auto-spécifique dans une algue calcaire (*Lithoporella*, Mélobésiées, Corallinacées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. D, 270 : 2645-2647.

1970 - Les algues floridées calcaires du Crétacé du Sud de la France. *Arch. Mus. Natl. Hist. Nat.* 7e sér. «1968» 1970, 10 : 120-140, pl. 1-15.

1971 - Remarques sur la reproduction des algues calcaires fossiles Mélobésiées, la systématique et la phylogénie. *Rev. Algol.* n.s., 10 : 152-161, pl. 14-15.

1971 - Apparition de la structure monostromatique dans un thalle épais de *Dermatolithon* (Mélobésiées, Corallinacées). *Bull. Soc. Bot. France* «1970» 1971, 117 : 547-562, pl. 1-2.

1974 - Contribution à l'étude du genre *Lithoporella* (Corallinacées). *Rev. Algol.* n.s. «1973» 1974, 11 : 42-57, pl. 4-6.

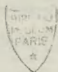
1976 - Le genre *Lithoporella* Foslie (Algue Rhodophycée Corallinacée) au Tertiaire et au Quaternaire. *Bull. Soc. Géol. France* n.s. 7e sér., 18 : 773-787, Pl. 1-3.

1977 - Étude d'une collection d'algues Corallinacées de la région de Skopje (Yougoslavie). *Rev. Micropaléontol.* 20 : 10-43, pl. 1-5.

1978 - Typification du genre *Pseudolithophyllum* Lemoine. *Rev. Algol.* n.s., 13 : 177.

1978 - Les difficultés de la phylogénie chez les algues Corallinacées. *Bull. Soc. Géol. France* n.s., 7e sér., 19 : 1319-1325.

1981 - (en collaboration avec Michel RICARD et François DUGAS). Les algues calcaires fossiles de biomicrites draguées sur l'Arc de Vanuatu (Nouvelles-Hébrides). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. 3, 292 : 669-672.



Commission paritaire 15-9-1981 N° 58611.
Dépôt légal n° 12420 - Imprimerie de Montligeon
Sorti des presses le 1er juin 1985

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés d'envoyer des manuscrits dactylographiés, définitifs, en double exemplaire, sans autres indications typographiques que celles précisées dans ces recommandations.

La revue *Cryptogamie : Algologie* étant imprimée par procédé offset, les épreuves ne sont pas communiquées aux auteurs et aucun remaniement de manuscrit ne peut être accepté.

Les manuscrits seront dactylographiés en double interligne, sans corrections ni surcharges, exclusivement au recto, et présentés sous la forme suivante :

1 - Le titre en capitales, avec sa traduction en anglais.

2 - Le nom de l'auteur précédé de l'initiale du prénom et suivi de * indiquant le renvoi de l'adresse au bas de la page.

3 - 2 résumés, un dans la langue de l'article et le deuxième dans une des langues couramment utilisées dans les revues internationales.

4 - Le Texte : les titres des chapitres et des sous-chapitres ne seront ni soulignés ni en capitales, et les subdivisions précisées par des chiffres ou des lettres (en évitant les numéros tels que : I; I. 1; I. 1. 1...).

- Les mots qui doivent être en italique, en particulier les noms latins, seront soulignés d'un trait droit.

- Les références bibliographiques doivent être indiquées par le nom de ou des auteurs en capitales, non soulignées, suivi de la date de parution de l'ouvrage cité.

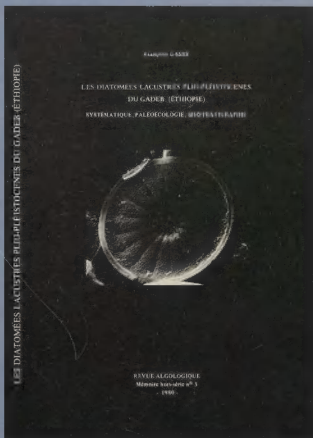
- Les renvois aux figures, aux tableaux et aux planches, doivent mentionner dans le texte le numéro de la figure, du tableau ou de la planche correspondante.

- Les sigles, abréviations et citations devront rester homogènes tout au long de l'article.

5 - La Bibliographie : elle est présentée à la suite du texte. Les travaux suivront l'ordre alphabétique et, pour un même auteur, l'ordre chronologique. Le nom et l'initiale du prénom de l'auteur, en majuscules, seront suivi du titre de l'article et de la référence de cet article suivant le modèle adopté par la revue *Cryptogamie : Algologie*.

6 - Les légendes des Figures : elles devront être dissociées des figures et regroupées à la fin du manuscrit.

7 - Les Figures : elles seront fournies sur des feuilles séparées du texte. L'échelle sera indiquée sur la figure. La justification maximale des planches est de 11,5 x 18 cm; les auteurs feront leur possible pour éviter une réduction trop importante de celles-ci.



LES DIATOMEES LACUSTRES PLIO-PLEISTOCENES

DU GADEB (ETHIOPIE)

SYSTEMATIQUE, PALEOECOLOGIE, BIOSTRATIGRAPHIE

par Françoise GASSE

Mémoire H.S. n° 3, *Revue Algologique*, 256 p., 54 pl.

Prix : 300 F

Règlement :

– par virement postal à l'ordre de *Cryptogamie - Revue Algologique*,
– par chèque bancaire établi au même ordre.

adressé à : *Cryptogamie - Algologie*, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
C.C.P. : Paris 14 522 31 T